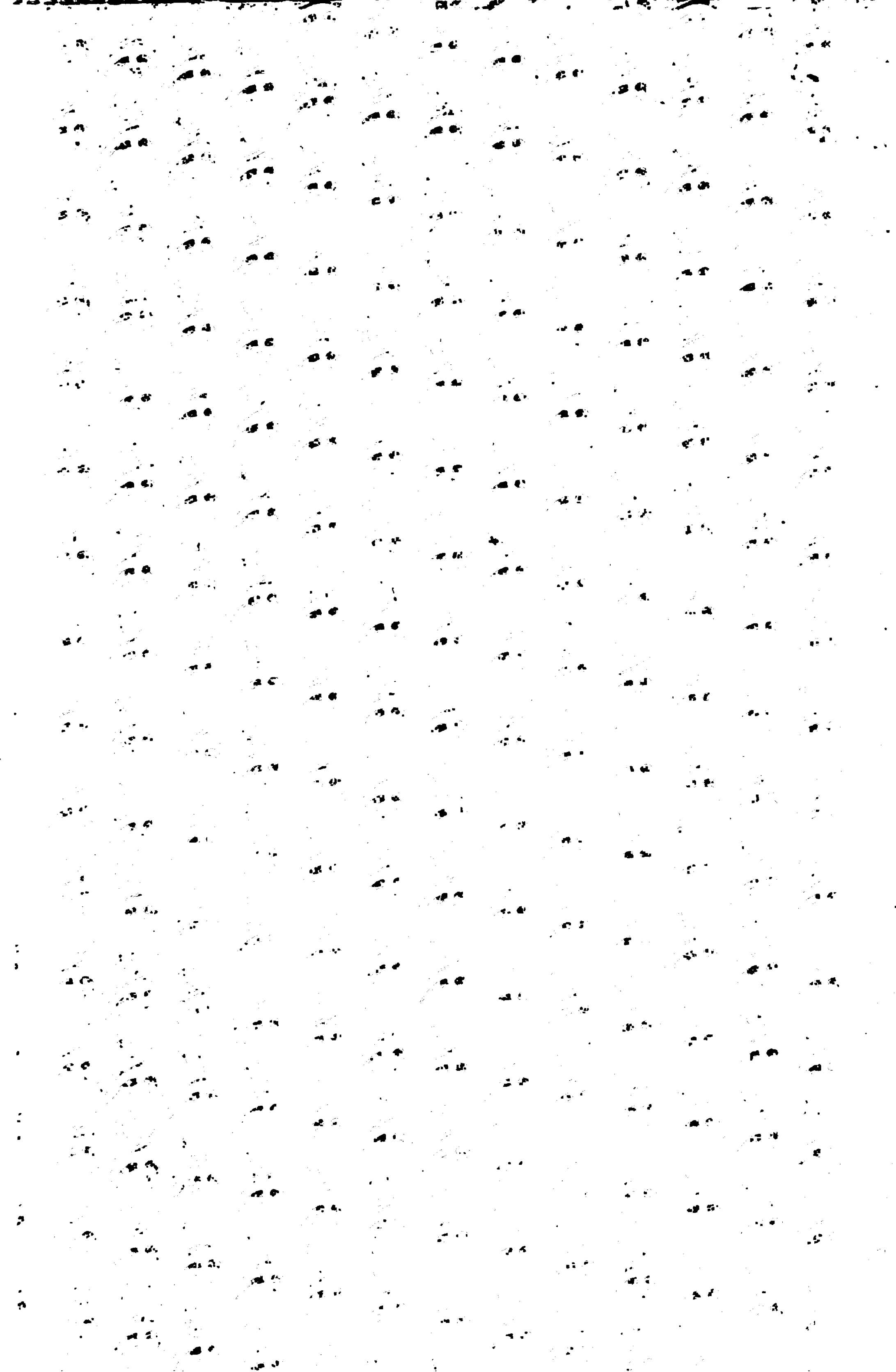
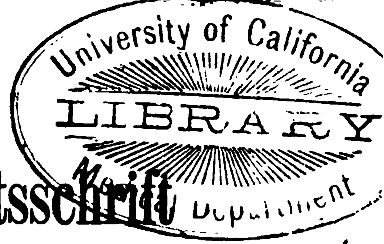

UC-NRLF
B 3 869 392


OF THE
UNIVERSITY
OF
CALIFORNIA





Internationale Monatsschrift

für

Anatomie und Physiologie.

Herausgegeben

von

R. Anderson in Galway, C. Arnstein in Kasan, Éd. van Beneden in Lüttich, S. Ramón y Cajal in Madrid, J. Curnow in London, H. F. Formad in Philadelphia, C. Golgi in Pavia, G. Guldberg in Christiania, H. Hoyer in Warschau, S. Laskowski in Genf, A. Macalister in Cambridge, G. Retzius in Stockholm

E. A. Schäfer
in Edinburg

L. Testut
in Lyon

und

Fr. Kopsch
in Berlin.

Band XIX. Mit Tafel I—XIX.

LEIPZIG
Verlag von Georg Thieme
Rabensteinplatz 2
1902.

Inhalt.



Recherches sur l'Anatomie Comparée de l'œil des Vertébrés.

(Le mésoderme dans la vésicule oculaire secondaire)

par le

Dr. Henri De Waele, de Gand.

(Avec Pl. I—V et 2 Fig.)

Introduction.

Il n'est pas étonnant que pour un organe, tel que l'œil, où les éléments atteignent un degré de différenciation très élevé, la recherche de l'origine des diverses parties ait été le sujet de nombreux travaux. De plus, pour l'étude de cet organe surgissent de réelles difficultés techniques, que les méthodes histologiques, de jour en jour meilleures, visent à écarter.

Des interprétations fort divergentes émises récemment viennent montrer que l'accord est loin d'être fait sur l'embryologie des divers constituants de cet organe, que nous groupons comme sujet de notre travail sous le titre de dérivés du mésoderme — ou organes qui parfois ont été considérés comme tels —.

La matière a été maintes fois travaillée, aussi nos recherches ont été souvent des reprises. Nous nous sommes efforcés d'y mettre plus de précision, là où c'était possible, et de faire ressortir les homologies; basant en somme nos conclusions sur l'embryologie comparée de l'œil dans la série des vertébrés.

Nos recherches ont porté sur les embryons et les adultes de nombreux poissons (sélaciens et téléostéens), de la grenouille, du lézard, d'oiseaux (poulet, pigeon, moineau) et de divers mammifères.

L'ensemble du travail est composé, somme toutes, de divers sujets se rattachant intimement:

1° la capsule cristallinienne;

2° la membrane hyaloïde, le vitré, les vaisseaux, — ici se place le développement de l'appareil falciforme et du peigne —;

3° la Zonule de Zinn;

4° la chambre antérieure et la membrane pupillaire.

A propos des méthodes de recherches, remarquons que le liquide fixateur de Hermann nous a donné les plus beaux résultats; il nous a semblé préférable à celui de Flemming pour la fixation du vitré. Un excellent réactif que nous avons beaucoup employé est le sublimé acétique (solution saturée dans l'eau 90 parties + acide acétique glacial 10 parts).

Il est difficile de bien fixer un œil sans inciser la sclérotique; de plus, à cause de celle-ci, on est déjà obligé de recourir à l'enrobage à la celloïdine, pour des embryons qui peuvent sembler relativement jeunes, tels que le poulet de 12 jours, le lapin de 45 mm, le veau de 90 mm de longueur nuecale. Afin d'obtenir une fixation plus parfaite, nous avons souvent recouru au procédé suivant: l'œil étant énucléé et la sclérotique complètement dénudée, on y fait délicatement une incision en n'entamant pas la choroide. Alors il est aisé d'introduire entre celle-ci et la sclérotique une pointe d'une paire de ciseaux fins et d'inciser la sclérotique suivant l'équateur; puis se dirigeant vers le nerf optique, sectionner la sclérotique tout autour et tout près de celle-ci. On décolle facilement à l'aide du dos d'un scalpel la moitié postérieure de la sclérotique qui s'enlève. On décolle ensuite la partie antérieure jusqu'au ligament pectiné, enfin on coupe celui-ci en rasant le limbe scléro-cornéen avec le tranchant du couteau. Dans le globe qui reste, la choroide, la rétine, la zonule, le cristallin et l'iris sont maintenus, dans leurs rapports respectifs; ils se fixent très bien par le liquide de Hermann. L'enrobage est facile et permet d'obtenir des coupes fines.

Pour l'étude des vaisseaux chez de jeunes embryons de poissons, d'oiseaux, qu'on ne peut songer à injecter, la méthode suivante nous a semblé favorable: fixation au sublimé acétique, coloration en bloc

au carmin boracique, puis au lieu de décolorer par l'alcool 70° acidulé au centième d'acide chlorhydrique, employer de la même façon de l'alcool 70° acidulé d'une trace d'acide chlorhydrique et renfermant $0{,}25\,^0/_0$ de vert de lumière (Lichtgrün).

Nous obtenons ainsi des préparations où les globules rouges du sang sont *seuls* colorés en vert. Si la quantité de vert de lumière est plus forte et si au lieu d'acide chlorhydrique en emploie de l'acide picrique $^1/_2\,^0/_0$ on obtient de fort belles élections colorantes.

La majeure partie de ce travail a été faite au Laboratoire de M. le Dr. van Duys, professeur d'anatomie pathologique et d'ophtalmologie à l'Université de Gand et je me fais un devoir de lui exprimer ici mes sentiments de gratitude.

Pour l'étude de la partie relative aux poissons, M. le professeur Edmond Perrier, directeur du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris a bien voulu m'accorder l'hospitalité la plus bienveillante dans son Laboratoire maritime de St. Vaast, sur la côte de Normandie. Qu'il veuille recevoir mes vifs remercîments.

M. Malard, le sous-directeur de la Station zoologique, m'a été, par sa grande connaissance de la faune de la côte de la Manche et par son extrême complaisance, du plus grand secours dans la récolte des matériaux.

La Capsule Cristallinienne.

Sernoff avait admis la présence constante d'une lamelle mésodermique entre la vésicule oculaire primitive et l'ectoderme, déjà avant la formation de la vésicule cristallinienne, alors qu'il était à peine épaissi. Partant de là il schématisa un encapsulement progressif du cristallin, pendant sa formation, par ce tissu mésodermique et attribua à celui-ci l'origine de la capsule.

Cette idée se trouva appuyée par Arnold que se basait surtout sur la composition chimique de la capsule. La nature collagène de celle-ci semblait exclure l'origine ectodermique.

Kessler attaqua cette opinion pour ce fait, que d'après lui chez

les oiseaux les matériaux conjonctifs faisaient complètement défaut, même encore dans la vésicule secondaire. Lieberkühn déclare cet argument insuffisant pour trancher la question et retourne plutôt à l'ancienne manière de voir. Au contraire, Kölliker est de l'avis de Kessler, sans invoquer le même argument, puisqu'il admet la présence de tissu conjonctif dans la vésicule oculaire secondaire, chez les oiseaux.

C'est du reste l'opinion qui prévalut depuis. Keibel s'y range et les divers auteurs s'en montrent partisans sans insister spécialement sur cette question.

Enfin Rabl, dans une étude récente, très étendue, sur le cristallin, la confirme également. Il trouve la capsule déjà nettement visible chez de jeunes embryons de Mustelus de 17 mm *avant toute apparition de tissu conjonctif*.

Nous croyons pourtant qu'il faut se garder de généraliser trop cet argument. Ainsi chez un embryon de Pristrurus de 16 mm, la vésicule cristallinienne est formée, mais il est difficile d'interpréter comme capsule les délicates limites cellulaires de cette vésicule, aussi fines du côté extérieur qu'intérieur, et déjà tout autour il y a des traces de mésoblaste sous forme de fibrilles en rapport direct avec le mésoderme ambiant, comme nous le décrivons plus loin. Nous pourrions faire la même remarque pour les embryons de Mustelus lævis de 12 et 18 mm que nous avons examinés. Par contre celui de 21 mm, où la vésicule cristallinienne d'applatie qu'elle était, commence à devenir sphérique, par développement de sa paroi proximale, montre indéniablement une capsule cristallinienne.

Les traces de mésoderme, comme nous le verrons d'ailleurs, se montrent tôt chez tous les embryons de vertébrés et pour les oiseaux, l'opinion de Kessler nous semble trop absolue; c'est chez les mammifères que l'apparition est la plus précoce.

L'embryologie ne fournit donc pas en faveur de l'origine ectodermique de la capsule cristallinienne d'arguments suffisants. C'est ici que les données de la régénération de cet organe viennent apporter un complément précieux. L'étude de ce phénomène, faite surtout au point de vue des cataractes secondaires et de la guérison spontanée

de plaies traumatiques du cristallin, avait déjà été entreprise depuis longtemps.

En 1878 déjà Leber constata qu'au dessus de la partie herniée d'un cristallin lésé, se forme une couche fibrineuse. Il interpréta le tissu néoformé qui ne tarde pas à l'envahir comme tissu conjonctif de cicatrice, au dessous duquel l'épithélium se régénèrerait. Après résorption de la masse fibrineuse il trouvait une restitution parfaite de l'état primitif. Schlosser arrive à peu près au même résultat. Schirmer, en ne produisant chez le lapin que des lésions peu profondes, put voir que la couche protectrice n'est qu'un réseau fibrinoïde, non figuré, sous lequel se produit une prolifération active de l'épithélium. Les cellules qui résultent de cette activité sont allongées applaties et pourraient au premier abord en imposer pour du tissu conjonctif. Les éléments superficiels sont destinés à être résorbés; les éléments placés sous ceux-ci, plus réguliers, régénèrent un épithélium typique. Ou dessus de celui-ci, *donc sans intervention de tissu conjonctif*, on perçoit une capsule nouvelle produite par la vitalité cellulaire de cet épithélium et qui s'épaissit progressivement. Par contre sur les lèvres de la plaie, l'ancienne capsule se rattatine et se résorbe.

Tout récemment Knapp conforma ces conclusions par des recherches sur le cristallin de la grenouille.

A propos de régénération une autre série d'expériences est intéressante. Par les expériences de Colucci, Wolff, Müller, Kochs, Fischel, Röthig, et Brachet et Benoit, nous savons que chez les urodèles la régénération totale du cristallin peut se faire aux dépens d'éléments à première vue hétérotypes: ceux de la lame rétinienne de l'iris. Ces auteurs ne parlent pas d'une capsule entourant ce nouveau cristallin; cette question avait à notre point de vue une certaine importance.

Nous avons répété à notre tour ces expériences et avons pleinement réussi chez le triton adulte, mais de taille plutôt petite.

Appuyant légèrement sur la tête pour maintenir les yeux saillants, nous incisons la cornée avec un couteau de Graefe, au bord antérieur, puis, une légère pression du côté opposé suffit pour faire sortir le cristallin *en totalité*, sans expulsion de corps vitré.

Elle est à redouter afin d'éviter absolument les enclavements de l'iris. Ceux-ci se produisent presque exclusivement dans les yeux où il y a eu expulsion d'une partie du vitré, et les résultats nous ont montré que cet accident, même s'il n'intéresse pas la partie supérieure de l'iris, qu'on sait être surtout la partie active dans la régénération, suffit pour empêcher le phénomène de se produire.

Nos résultats positifs ne diffèrent pas de ceux qu'on doit aux auteurs signalés plus hauts: régénération d'une vésicule cristallinienne aux dépens du feuillet proximal de la lame rétinienne de l'iris, à la partie supérieure de celle-ci. La vésicule se détache et devient cristallin. Chez quatre animaux, sacrifiés seulement deux mois après l'opération, nous trouvons le cristallin sphérique parfaitement constitué, d'un diamètre de 0,3 mm, soit plus de quatre fois moins que chez l'adulte. Il a une capsule absolument nette.

Nous avons comme Röthig tenté mais non réussi la régénération du cristallin chez un poisson le Crenilabrus melops (individus jeunes) mesurant moins de 7 cm. Cet animal résiste très bien à l'opération et au court séjour hors de l'eau que celle-ci entraine. Remarquons que des pertes de corps vitré sont très rares, mais on a assez souvent une hémorragie intraoculaire, venant probablement de la choroïde par suite des tractions opérées par l'intermédiaire de la Campanule de Haller. Plus de la moitié du total des 14 animaux mis en expérience, subirent une atrophie complète du bulbe; celui-ci est affaissé, atone et en voie de dépigmentation. Les autres ont été sacrifiés successivement, les trois derniers après 20 jours: nulle trace de régénération du cristallin.

Chez le Triton, où nous avons obtenu la régénération, le voisinage direct du vitré, où d'ailleurs le nombre des noyaux s'est accru et où de plus on trouve de nombreux leucocytes chargés de pigment, rend ces expériences moins concluantes, quant à l'origine de la capsule cristallinienne, que celles de Schirmer et de Knapp. De l'ensemble de toutes se dégage néanmoins la conclusion que la capsule du cristallin est bien ectodermique, et formée sur place par les cellules cristalliniennes.

Les vaisseaux hyaloïdiens, le vitré, la membrane hyaloïdienne et la Zonule de Zinn.

A la suite des premières recherches entreprises sur ce sujet, l'origine conjonctive, mésodermique du vitré a été admise par la généralité des auteurs. Malgré les différentes façons dont sa structure a été décrite, cet organe était considéré comme un dérivé secondaire de cellules conjonctives ou encore, comme un transsudat des vaisseaux. Seule, et ce tout récemment, une opinion différente a été émise par Tornatola, qui admet dans la formation du vitré l'intervention de la rétine à l'aide de prolongements cellulaires.

Mais depuis longtemps les avis étaient partagés sur l'origine de la couche limitante du corps vitré. Henle le premier décrit une „membrana limitans hyaloïdea“ qu'il rattache à la rétine. Cette interprétation est reprise par Mihálkovicz et aussi par Kessler, qui, n'admettant pas la présence de tissu conjonctif, au début, dans la vésicule oculaire secondaire des oiseaux, ne reconnaissent qu'une membrane unique d'origine rétinienne.

Angelucci et Berger, ainsi que Hoffmann (quant aux poissons), émettent une opinion analogue.

Balfour aussi rattache l'hyaloïde à la rétine, car il la croit formée déjà avant l'invasion du mésoderme dans la vésicule oculaire secondaire.

Pour Tornatola le vitré serait non seulement limité par une membrane d'origine rétinienne, ectodermique, mais il interprète cette „hyaloïde ou limitante interne“ comme constituée simplement par la condensation des parties périphériques du vitré, tel qu'il le conçoit.

Parmi les auteurs qui rapportent au contraire au mésoderme le vitré et sa membrane limitante, Iwanoff avait déjà conçu la constitution de celle-ci comme une simple condensation des parties périphériques.

D'autres auteurs interprètent, avec des divergences de détails, l'hyaloïde comme une réelle membrane, tels: Babuchin, Arnold, van Bambeke.

Lieberkühn, Kölliker, Gerlach et H. Virchow font un pas de plus: à côté d'une hyaloïde appartenant au système du vitré il y aurait une

limitante interne rétinienne. Schwalbe se prononce également dans ce sens. Il connaît les résultats obtenus par Retzius au moyen d'imprégnation à l'argent, que nous signalons plus loin, et semble partager l'interprétation de cet auteur.

La question est laissée indécise par divers auteurs qui s'occupèrent de l'anatomie de l'œil. Ils attribuent la membrane tantôt au vitré, tantôt à la rétine, tout en faisant remarquer l'intimité des adhérences; nous revenons sur la façon dont Schulze interprète ces rapports chez les batraciens.

Enfin Retzius, reprenant le sujet, décrit comme limite du vitré. une hyaloïde: „une membrane mince mais résistante, pouvant se plisser, claire et sans structure, à la face interne de laquelle on trouve les cellules plus ou moins applaties fusiformes ou ramifiées, souvent décrites et qu'on retrouve à des distances déterminées quoique régulières.“ — On ne doit pas confondre, dit-il, avec la limitante interne: „qui n'est pas précisement une membrane, mais qui exprime le contour de la rétine et qui consiste en l'accolement en forme de mosaïque des bases des cellules de Müller.“ — C'est cette mosaïque différente d'après les animaux, qui peut être rendue apparente par des imprégnations à l'argent et pour la description de laquelle l'auteur renvoie à un travail publié par lui dans une revue suédoise.

Les divergences d'opinion amenées par l'étude des parties précédentes se manifestent également à propos de la Zonule de Zinn.

On a longtemps admis qu'en avant, l'hyaloïde se divisait en deux lamelles entourant le cristallin et constituant ainsi la Zonule de Zinn. Henle, Meckel, Gerlach, Aeby suivirent cette opinion tout en discutant l'origine de l'hyaloïde. Berger décrit en outre des fibrilles postérieures venant du vitré, mais les plus fortes (Stützfaser) viennent toujours d'après lui de la limitante rétinienne et de là, passant à travers l'épaisseur de la rétine des fibrilles aboutissent à la lame vitrée de la choroïde.

E. Berger, considère la Zonule de Zinn chez les poissons comme une membrane dans laquelle courent des fibres rayonnantes.

Czermak montre nettement que la Zonule de Zinn est constituée

non par des membranes, mais par des fibrilles; il décrit soigneusement leur trajet, mais nie toute origine de celles-ci aux dépens du vitré.

Cette idée est reprise et développée par Schoen, par Claeys, qui fait dériver cette formation des fibres de Müller, par Topolansky, par Garnier et plus récemment par Agababow qui se base sur des réactions colorantes et par Terrien qui les met plutôt en rapport avec les cellules proprement dites de la rétine.

La théorie de l'origine des fibres aux dépens de l'hyaloïde considérée comme mésodermique, abandonnée absolument par ces auteurs, fut néanmoins soutenue par Kölliker. Remarquons que les partisans de cette seconde manière de voir sont surtout ceux qui, contrairement aux premiers, se basent sur des études embryologiques.

Lieberkühn admet déjà qu'à côté de l'hyaloïde le vitré aussi, fournit des fibres zonulaires. Iwanoff qui nie une membrane hyaloïde fait venir toutes les fibres du vitré, exclusivement. Cette restriction trouve encore des défenseurs en Angelucci et Haensell, enfin aussi en Retzius. Pour lui, l'hyaloïde coexistante ne fournirait pas de fibres. Elles seraient formées par condensation dans la partie antérieure du vitré aux stades embryonnaires et leur nombre diminueraient avec la croissance, l'âge, grâce au même processus.

Pour arriver à nos conclusions nous nous sommes adressés surtout à l'embryologie. En un premier chapitre nous suivrons, depuis le début jusqu'à l'état adulte, le développement du vitré et de l'hyaloïde, ainsi que les destinées du vaisseau sanguin primitif, en rapprochant les ressemblances et les homologies. Dans un second chapitre, nous nous occuperons de l'évolution, plus tardive, de la Zonule de Zinn; quoique cet organe fasse intimement partie de l'ensemble, nous le prenons comme sujet d'un chapitre spécial pour la facilité de l'exposé.

Corps vitré, membrane hyaloïdienne, vaisseaux hyaloïdiens.

Au moment où le cristallin se forme, nos préparations tant de poissons, de batraciens, de sauropsides que de mammifères montrent d'une façon générale des productions mésodermiques entre cette ébauche et la vésicule optique primitive en voie d'invagination.

L'interposition d'une masse plus ou moins figurée est signalée par Sernoff et interprétée par lui comme nous l'avons vu plus haut. Elle est admise également par Lieberkühn qui y voit le début du vitré. Elle est au contraire niée chez les oiseaux par Kessler et Schöler. Le premier base là dessus sa théorie de l'origine du vitré par transsudation. Kölliker trouve très tôt chez les Mammifères du mésoderme à ce niveau et penche au contraire vers l'opinion de Kessler pour ce qui regarde les autres Vertébrés.

Chez ceux-ci aussi, croyons nous, l'apparition du mésoderme est précoce. Elle l'est le plus il est vrai chez les Mammifères; on la voit avant que l'ébauche du cristallin soit constituée en vésicule. Chez les poissons (Sélaciens et Téléostéïns), la grenouille, le lézard, les oiseaux, il faut au moins que la vésicule cristallinienne soit séparée de la lame ectodermique pour constater la même invasion du mésoderme entre le cristallin et la vésicule oculaire secondaire.

L'invagination de la vésicule oculaire primitive commence généralement du côté inférieur et distal. Au moment où, à cet endroit, le mésoderme s'engage dans la vésicule oculaire secondaire en formation, on ne trouve pas encore dans la partie supérieure de celle-ci d'éléments figurés, mais la fixation y dénonce la présence de fibrilles irrégulières, condensées par la coagulation dans les réactifs et que déjà Kölliker a signalée chez les Mammifères. Ce réseau est en rapport d'une part au niveau de la fente optique en voie de s'étendre, avec le vaisseau sanguin qui longe celle-ci, et d'autre part avec le mésoderme ambiant périoculaire en avant, tout autour du cristallin. Cet état persiste longtemps chez les Sélaciens et les Sauropsides. Il est bientôt suivi de l'invasion d'éléments mésodermiques figurés et de vaisseaux chez les poissons osseux, les batraciens, les Mammifères.

Cette première formation doit, nous semble-t-il, avoir déjà des rapports d'analogie assez étroits avec la constitution du vitré adulte. En effet elle remplit tout le creux de la vésicule oculaire secondaire sous forme d'une masse plus ou moins liquide; les réactifs la coagulent en y amenant un certain degré de rétraction et y font apparaître des figures de réseaux fibrillaires. — Des noyaux conjonctifs peu nombreux sont en continuité avec ce réseau, surtout autour du vaisseau de la fente

optique. Ces rapports s'accusent plus encore par la croissance; les noyaux y deviennent plus nombreux.

Nous suivrons ces ébauches:

1° chez les poissons: sélaciens et téléostéens;

2° chez la grenouille;

3° chez les oiseaux;

4° chez les Mammifères.

I. Poissons. Nous ne nous arrêterons pas aux nombreux travaux faits sur les premiers stades du développement des poissons, et où il est surtout question de l'origine des feuillets, tels ceux de Gotte, Lereboullet, Oellacher, van Bambeke, A. Schulz, van Beneden, Vogt, Henneguy, Kowalewsky, List, Fusari. Nous n'entamerons notre étude qu'à l'apparition de l'ébauche oculaire. Contrairement à l'idée qu'on s'en était faite au début et que partage encore Schenk, l'ébauche oculaire comme celle du système nerveux est pleine, du moins chez les Téléostéens. Nous devons la connaissance de ce fait aux recherches de Kupfer, Weil, Hoffmann, Ryder, M'Intosch, Fusari pour les poissons osseux et à celles de Dean pour un Ganoïde: l'Amia calva.

D'après Balfour, l'ébauche oculaire des Sélaciens serait creuse, de même qu'ils possèderaient dès l'abord une vésicule cristallinienne. Rabl et Nussbaum, au contraire, croyent ces cavités secondaires.

A. Sélaciens. Nos recherches ont porté sur des embryons très jeunes de Pristiurus, sur des embryons de Torpedo, que nous devons à l'obligeance de M. le Professeur Plateau, directeur du Laboratoire de Zoologie de l'Université de Gand et de M. le Dr. V. Willem, chef des travaux à ce Laboratoire, enfin sur une série d'embryons de Mustelus lœvis, que nous avons recueillie au Laboratoire de St. Vaast.

Dès que la vésicule cristallinienne est formée on trouve la disposition que nous avons décrite comme étant générale, et que montre la fig. 1. Elle est tout aussi nette chez le Mustelus de 12 mm. La vésicule optique secondaire ainsi que la vésicule cristallinienne y sont assez applaties, l'espace du vitré assez développé; des fibrilles que les réactifs ont condensées traversent cet espace pour se mettre en rapport avec le mésoderme au pourtour de l'équateur cristallinien et inférieurement avec le vaisseau qui court dans la fente optique.

Quand l'embryon a 18 mm le mésoderme a également fait son apparition entre le cristallin et l'ectoderme (nous y revenons au chapitre traitant de la Chambre antérieure). Les rapports que nous venons de décrire ont toute leur netteté.

Chez l'embryon de 29 mm (début des branchies externes) la pigmentation de l'œil commence suivant un axe horizontal antéro-postérieur; elle a pour siège le feuillet proximal de la pars iridica retinae. — La masse fibrillaire dans la vésicule oculaire secondaire a acquis une épaisseur plus grande; les noyaux cellulaires qu'on y rencontre ne sont pas très nombreux; la partie périphérique se présente sous l'aspect d'une membranule; enfin les rapports de ce réseau avec le mésoderme ambiant sont toujours conservés.

L'embryon de la Torpedo ocellata de 16 mm nous donne la même figure: l'espace du vitré est occupé par un réseau que le fixateur a séparé par rétraction de la rétine, et dont les caractères et les rapports sont les mêmes que ceux décrits chez le Mustelus. Ce stade correspond aux premiers débuts de la différenciation rétinienne. Mais il est encore intéressant à un autre point de vue. Déjà la fente optique est fermée immédiament sous le nerf optique, mais sur un court espace; cé processus a repoussé devant lui l'anse vasculaire; on retrouve l'artère sous le nerf optique et sous la partie fermée de la fente, puis elle entre dans vitré pour y former une petite pelotte; la branche efférente est en rapport avec un vaisseau circulaire irien et se perd dans le réseau choroïdien.

Un embryon de la Torpedo marmorata de $22^1/_2$ mm nous montre un état plus avancé (dans la rétine on distingue déjà la couche des fibres optiques, des cellules ganglionnaires et la réticulaire interne). La fente est fermée sauf un petit **V** antérieur sous le cristallin. Par là encore entre une pelotte vasculaire; une autre branche de l'artère ophtalmique dépasse le point où la première s'infléchit pour se rendre a la pelotte, et va constituer les vaisseaux iriens. On ne peut poursuivre la branche efférente dans la choroïde déjà en voie de pigmentation. Cette boule vasculaire est destinée à disparaître dans le cours du développement ultérieur, car il n'y a plus de vaisseaux dans l'espace du vitré chez l'adulte, ainsi que le montre la dissection.

et d'une façon plus précise les injections entreprises par Virchow chez les Sélaciens.

Nous avons pu poursuivre ces phénomènes d'une façon plus complète encore chez le Mustelus lœvis. Nous nous étions arrêtés plus haut, dans la description à l'embryon de 29 mm.

Chez celui de 49 mm on observe le début de la fermeture de la fente optique du côté du nerf optique, refoulant les vaisseaux devant elle; ceux-ci forment à l'intérieur de l'œil un bourrelet vasculaire assez épais le long de la fente optique.

Passons à l'embryon de 52 mm — il existe encore toujours des banchies externes bien développées. Dans l'œil, la sclérotique et la choroïde sont déjà bien différenciées; cette dernière commence à se pigmenter du côté antérieur; l'épithélium rétinien n'est pas encore pigmenté au pôle postérieur. — Ici la fermeture de la fente est bien plus avancée; à la dissection on ne voit plus dans l'espace du vitré qu'une petite crête non pigmentée. Les coupes montrent que la fermeture a refoulé les vaisseaux devant elle; l'artère ophtalmique court dans la choroïde et monte dans la crête par le reste antérieur de la fente; les branches vasculaires qui en partent sont en voie d'oblitération; leur calibre se réduit, les lumières s'affaissent, pourtant on n'observe guère de figures de cytolyse. La branche efférente se perd dans la choroïde.



Fig. 1.

Cette régression se poursuit car chez le Mustelus adulte il n'y a plus de vaisseaux, plus de trace même de la crête.

Chez le même embryon, le vitré se montre sous l'aspect d'un réseau fin, assez régulier; limité par une membrane hyaloïde; les noyaux sont devenus assez peu nombreux. Les fibres de la partie antérieure se dirigent en rayonnant vers le cristallin; nous y reviendrons à propos de la Zonule de Zinn. L'hyaloïde, très nette se poursuit sur la partie ciliaire, et s'interpose sous la forme d'une fine lamelle, là où la rétine irienne s'applique sur le cristallin. Cette lamelle contourne le rebord pupillaire et se met en rapport avec le

stroma irien. C'est là le dernier reste du rapport embryonnaire du vitré avec le mésoderme en avant et autour du cristallin. Peu après cette continuité disparait devant la progression de l'iris; on ne la retrouve plus chez l'adulte.

Les premiers stades du développement de l'œil des Sélaciens ont la plus grande ressemblance avec ceux de l'oiseau, tandis que nous retrouverons le même mode de fermeture de la fente chez la grenouille.

B. Téléostéïns. L'ébauche oculaire chez ces vertébrés est pleine, massive, ainsi que l'ébauche cristallinienne. Nos préparations confirment à ce sujet ce que nous savons par les travaux de Kupffer sur le Gasterosteus, le Gobius minutus et le Gobius niger; de Weil, de Hoffmann sur la truite (Salmo fario), de Ryder sur le Gadus morrhua, de M. Intosch et Prince sur divers poissons osseux, de Fusari sur le Cristiceps (blennidé). Nous n'avons pu nous adresser aux mêmes animaux et avons dû nous restreindre à ceux dont le frai a lieu à l'époque où nous avons commencé nos recherches, c'est à dire aux mois d'août et septembre passés au laboratoire maritime. Ensuite, comme il nous importait d'avoir des séries de stades successifs, nous nous sommes adressés de préférence aux poissons pseudo-vivipares, tels que les Syngnatides, dont les mâles portent les œufs dans une poche incubatrice, ou bien aux poissons qui ont des nids, tels le Blennius pavo qui pond dans les coquilles du Buccinum undatum, et le Lepadogaster Candolli, dans les bulbes de Laminaria (Sacchoriza) bulbosa. Les matériaux recueillis au hasard de la pêche ont été réservés pour servir de contrôle: il est difficile d'en avoir une série suffisamment complète, puis on est exposé à des erreurs de détermination.

L'invagination de la fente optique et l'entrée du tissu mésodermique avaient peu arrêté les auteurs que nous venons de citer. Pour nous ce point est du plus haut interêt. Le clivage qui débute dans l'ébauche pleine du système nerveux, s'étend progressivement à la masse oculaire. A peu près en même temps la fente optique se constitue. A ce même stade correspond le développement du cristallin également plein au début. On ne trouve encore de tissu mésodermique qu'au niveau de la fente et il faut que la masse cristallinienne soit separée de l'ectoderme et à l'état de vésicule avant d'observer

l'invasion du mésoderme dans tout l'espace de la vésicule oculaire secondaire. Comme pour les Sélaciens cette invasion commence sous forme de filaments traversant cet espace et se reliant d'une part au vaisseau qui occupe la fente, d'autre part au tissu conjonctif périoculaire tout au pourtour de l'équateur du cristallin. Bientôt aussi une lame mésodermique s'étend au devant du cristallin immédiatement sous l'ectoderme.

Par le fait de la vie errante qu'acquièrent aussitôt après l'éclosion la plupart des embryons de poissons, le développement de l'œil, cet organe essentiel, se précipite. La cristallin traverse très vite le stade vésicule pour prendre la forme de cristallin développé. La rétine se différencie avec une égale rapidité, l'iris et la chambre antérieure se forment, mais l'espace du vitré reste relativement étroit et cet organe un peu moins développé que les autres. Chez les embryons, pourvus d'un mode de préservation tels que les Syngnatides, l'évolution de l'œil devance moins celle des autres organes. Nous commencerons par l'étude du développement de l'œil d'un Syngnatide: le Siphonostoma typhle.

L'éclosion de l'œuf se fait dans la poche incubatrice du mâle, et nous trouvons à ce moment l'œil à peu près dans l'état décrit plus haut d'une façon générale. Le feuillet distal de la rétine n'est pas encore différencié; dans le feuillet proximal la pigmentation, qui macroscopiquement ne se voit pas encore, commence du côté irien; le tractus optique est un tube à large lumière, les premières fibres optiques — nettement centripètes — se perçoivent; le cristallin est déjà assez développé. A la fente on trouve un vaisseau d'où partent les fibrilles que nous avons signalées; quelques unes portent un noyau. Des éléments cellulaires apparaissent aussi sous l'ectoderme pour contribuer à la formation de la cornée. Nous reviendrons sur ce sujet dans un autre chapitre.

Il serait téméraire pourtant de vouloir décider de la signification de chacun des noyaux qu'on trouve dans le vitré; en effet en même temps que le réseau s'accroit dans les stades qui suivent, des anses vasculaires se montrent. Les vaisseaux sanguins restent à la périphérie et entre eux une membrane se complète: la membrane hyaloïdienne.

De cette façon on arrive au stade où la rétine est différenciée; la fente optique commence à se fermer sous le nerf optique; en laissant passage, sous la papille, à un vaisseau. Celui-ci se divise en deux branches formant chacune une anse que remonte jusque peu au dessus de la moitié de la hauteur de l'œil, redescend et se réunit avec l'autre pour sortir en un vaisseau unique par la partie antérieure de la fente. L'hyaloïde est nette, le vitré est encore très peu structuré; il ne constitue qu'un réseau très lâche, portant ses noyaux, peu nombreux, à la périphérie, à peu de distance sous l'hyaloïde et les lumières vasculaires.

Le stade suivant nous semble du plus haut interêt. Il correspond au moment où le museau du jeune animal commence à s'allonger. La série de dessins qui s'y rapporte est faite d'après des coupes frontales horizontales de 10 μ. Un œil est compris en 48 coupes; les figures correspondent, en commençant par le haut aux coupes 20, 31, 35, 40, 44. Elles montrent mieux que nous ne pourrions le dire que sous le nerf optique entre un vaisseau que se divise aussitôt (fig. $10,_1$) et forme un réseau hyaloïdien (fig. $10,_2$). Sous le nerf optique, la fente est fermée sur un long trajet (fig. $10,_{1-4}$). Sur une dizaine de coupes la fusion est complète, mais peu à peu celle-ci ne se fait plus sur toute la hauteur de la rétine: une trainée mésodermique est restée intercallée (fig. $10,_3$). Dans la même direction que la fente, mais à l'intérieur de l'œil, ou mieux dans le réseau hyaloïdien, court un vaisseau que par confirmation dans les stades ultérieurs nous disons être la veine efférente: elle se distingue dans l'hyaloïde dès la coupe 26 (fig. $10,_2$) et sort en avant par la lame mésodermique de la fente optique.

A la coupe 37 la traînée mésoblastique devient saillante dans l'espace du vitré et, dans les coupes suivantes, se montre sous un volume assez grand; cette partie épaissie est pigmentée (fig. $10,_4$) et est en large continuité avec le tissu choroïdien sur toute la partie antérieure de la fente encore ouverte. Ces rapports sont les plus accusés d'un côté à la base de la masse, de l'autre côté à son extrémité supérieure et distale où elle semble envoyer un prolongement pigmenté prendre adhérence à l'extrémité de la fente, à là partie d'où naîtra le stroma irien.

Les deux lumières vasculaires superposées qui se voyent dans la figure sont les sections d'un coude fait par la veine efférente.

Le nouvel organe mésodermique que nous venons de décrire est l'ébauche de ce que nous désignerons sous le nom d'*organe* ou d'*appareil falciforme* (comprenant le processus falciformis et la Campanule de Haller). La partie comprise dans la fente et la face postérieure de la partie renflée sont en continuité avec l'hyaloïde.

Le vitré à ce moment ne montre, outre la membrane hyaloïdienne pas de structure précise. On y observe quelques filaments et de rares noyaux cellulaires.

Chez l'embryon, peu avant sa mise en liberté, encore porteur d'une vésicule ombilicale assez grande, la rétine est totalement différenciée, la chambre antérieure tout à fait constituée; l'iris est formé et on trouve à son côté externe l'argentea. Celle-ci est surtout dense du côté inférieur de l'iris et se laisse poursuivre sur tout le pourtour de l'œil, elle est très mince en arrière. La choroïde commence à se pigmenter. A cet âge commencent à apparaître dans le vitré des fibrilles à directions précises; les unes descendent de la partie supérieure du corps ciliaire vers le cristallin et limitent le vitré à ce niveau. D'autres, se dirigent de la base de l'appareil falciforme vers le cristallin et vers la papille du nerf optique. Quant à l'appareil falciforme, il est constitué par une masse serrée de cellules mésodermiques, non encore différenciées. La trace de la fente optique est indiquée par le vaisseau efférent assez grand qui court dans l'hyaloïde, mais la fente, a disparu; les bords se sont rejoints, sauf en bas et en avant, où une boutonnière est restée. C'est à ce niveau que se fait l'attache choroïdienne de l'appareil falciforme; surtout large à la partie antérieure, elle forme postérieurement un court éperon qui est en continuité avec l'hyaloïde et où passe la veine. L'insertion occupe ainsi toute la lame choroïdienne qui comble la boutonnière.

L'autre extrémité de l'appareil falciforme a conservé son point d'adhérence à l'iris.

Chez le jeune poisson libre, ces mêmes dispositions s'accusent davantage; l'appareil falciforme se différencie, de façon que l'on trouve, limité par une membrane hyaloïdienne vascularisée, un vitré qui dans

les préparations bien fixées présente un aspect pareil à celui qu'il a chez les divers animaux: un réseau finement fibrillaire, un peu plus dense à la périphérie.

A la partie supérieure, allant de la région ciliaire à l'équateur cristallinien, les fibres du vitré ont une densité un peu plus forte; cette partie correspond à ce qu'on a appelé le „ligamentum quadratum".

Inférieurement se trouve l'appareil falciforme. La partie la plus grande, connue sous le nom de Campanule de Haller a la forme d'un trapèze à base large en haut. L'une des ses extrémités est attachée du côté de l'iris, l'autre contourne obliquement le cristallin. Par sa base étroite l'appareil s'inserre sur la choroïde; comme la boutonnière est un peu plus grande que la base de la partie musculaire, l'attache s'y prolonge par un court éperon qui correspond au procès falciforme, *qui ne va donc pas jusqu'à la papille du nerf optique.* La veine qui y court sort à la base de l'insertion du muscle. Le „tendon" qui relie l'appareil au cristallin est une bande amorphe qui a la plus grande ressemblance avec les fibres condensées du vitré qui l'environnent. Tout ce secteur inférieur du vitré est d'ailleurs plus dense, et on voit des fibres se diriger d'une façon rayonnée de la partie proximale de l'appareil falciforme vers le cristallin, vers le pôle postérieur de l'œil et vers la papille du nerf optique.

Un fait digne de remarque consiste en ce que l'hyaloïde ne recouvre pas les deux surfaces de l'appareil falciforme.

Elle n'est en continuité avec lui que sur l'éperon et le bord proximal de la partie musculaire, et se continue aussi sur le bord proximal du tendon pour arriver ainsi à la face postérieure du cristallin.

Ces données obtenues chez le Siphonostoma typhle sont confirmées par des préparations analogues fournies par d'autres Syngnatides dont nous n'avons pas une série complète, tels: Syngnathus Acus, Nerophis œquorius.

Revenons au sujet de l'appareil falciforme sur l'historique de cette question.

Après les études anatomiques de Haller, Stannius, Leydig, les

premières indications embryologiques que nous connaissons sont celles de Schenk: par des coupes faites dans des embryons de truite, il voit au niveau de la fente optique les rebords de la vésicule se réfléchir et remonter un peu dans l'espace du vitré. Il considère ces deux lames rétiniennes et la lame mésodermique qui existe entre elles, comme le début de l'organe spécial de l'œil des poissons osseux. — La même idée est reprise par Bergmeister; il interprète une figure analogue en disant que le processus falciforme est mésodermique et que des parties rétiniennes lui servent de gaîne. Mais ces études sont faites chez Mustelus, Torpedo, Acanthias, bref des poissons qui n'ont pas d'appareil falciforme à l'état adulte. Dès ce moment on ne peut rien en conclure pour ce même appareil chez les poissons osseux, et les figures décrites par l'auteur s'interprètent à la suite de coupes en séries, plus logiquement à notre avis, comme nous venons de le faire à propos des Sélaciens.

Hoffmann dit seulement de l'origine de cet organe, qu'aux dépens d'une partie des cellules mésodermiques qui se sont insinuées dans l'espace du vitré par la fente optique, se sont ébauchées le procès falciforme et la Campanule de Haller.

Récemment Nussbaum fait dériver la Campanule de Haller des éléments de la vésicule oculaire; d'après nos préparations la nature mésodermique de cette formation nous semble bien plus probable.

De même que les travaux sur l'embryologie de cet organe sont peu nombreux, de même, pour la description de l'organe adulte on s'est généralement peu écarté de celle donnée par Leydig. C'est à propos de ses recherches sur les Rajides et Squalides qu'il ouvre une courte parenthèse pour cet organe spécial de l'œil des téléostéens, qu'il étudie chez l'Orthagoriscus mola. Il se résume ainsi: la membrane homogène conjonctive qui dans la choroïde porte les expansions vasculaires, se poursuit comme une gaîne dans une fente de la rétine jusqu'au bord du cristallin et semble se confondre avec elle. Sa course de la rétine au cristallin n'est pas droite à travers le vitré, mais elle est concentrique à la rétine et c'est seulement en avant que, comme un corps ciliaire, elle s'avance perpendiculairement à l'axe de l'œil pour aller rejoindre la capsule cristallinienne.

Elle renferme une branche nerveuse avec des fibrilles larges à double contour, puis des vaisseaux, et possède plus ou moins de pigment. L'ensemble de ces parties s'appelle le procès falciforme. L'extrémité de celui-ci ou son attache à la capsule cristallinienne est épaissie, ce qui provient d'une masse de fibres qui enserrent cette capsule sur une certaine étendue et qui, d'après leurs caractères microscopiques, doivent être interprétées comme musculaires lisses. Dans cette masse se perd la branche nerveuse par une arborisation étendue de ses fibrilles. Cet épaississement constitue ce qu'on appelle la Campanule de Haller et, d'après ce qui précède, elle n'est autre chose qu'un muscle lisse qui se trouve appliqué sur une partie de la capsule cristallinienne, comme les doigts et la paume de la main saisissent une sphère."

Il n'ajoute rien à cette description dans son „Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere".

Mais à la même époque Manz modifie un peu la description en disant que „le processus falciforme est un repli de la choriocapillaire qui entre à travers la rétine dans le vitré et débute à la papille du nerf optique."

Leuckart et Berger l'adoptent ainsi et elle est passée telle dans la plupart des livres classiques.

Berger signale de plus un cordon conjonctif, qui se trouve au niveau des procès ciliaires comme une cloison dans la choroïde, qui contient des éléments conjonctifs, des vaisseaux et peut-être des fibres lisses. Il ne s'étend pas en avant sur l'iris et pas très loin en arrière. Ce serait un reste de la fente et il servirait d'appui au processus falciforme.

Dans divers travaux sur l'anatomie de l'œil des Vertébrés. H. Virchow complète en plusieurs points la description de Leydig. Il signale chez le brochet l'existence de fibres musculaires lisses pigmentées; il décrit également une attache irienne du muscle chez le Thon, le Saumon et la Carpe. Le tendon qui relie le muscle au cristallin serait le prolongement de la capsule du muscle. Cet auteur insiste aussi sur la continuité entre les éléments du procès falciforme et le réseau vitréen, tandis que le vitré se délimite de chaque côté du muscle par une surface un peu plus rigide, qu'il appelle membrana

triangularis. Enfin, à la suite d'injections il conclut que le procès falciforme conduit une artère au muscle en donnant en même temps au procès un système vasculaire propre. Chez le Thon et le Saumon le procès falciforme aurait un prolongement au dessus de la papille, constitué probablement par un reste de vaisseaux embryonnaires.[1])

Carrière dans son traité d'Anatomie comparée de l'œil reprend la description telle que l'avaient donnée Manz, Leuckart, mais il ajoute: „Chez l'Hpipocampus, le court pédicule de la Campanule n'entre dans l'œil qu'à là limite de la rétine et du cercle ciliaire, et est dirigé obliquement vers le cristallin. La campanule est ici oviforme, constituée surtout de fibres musculaires lisses et s'attachant à la capsule cristallinienne par un tendon en forme de bande."

H. Virchow avait dit à la même époque, dans une note, que la présence de la Campanule n'est pas liée à celle d'un procès falciforme: la campanule existe seule chez la carpe. Beer décrit un procès falciforme venant de la papille chez l'Orthagoriscus, le Dactylopterus et le Sargus, mais n'en trouve pas chez les Pédiculates. Manz, Moreau font des observations analogues.

Poursuivant sa description du procès falciforme, Carrière dit: „l'organe, à parois très minces, toujours pigmenté, falciforme, se montre comme une continuation directe du réseau capillaire de la choroïde (Esox lucius). D'après cela, la partie interne en est formée de fins capillaires étalés en surface, limités et engainés par une lamelle qui semble homogène, mais où on trouve des noyaux. Cette couche externe forme une espèce d'épithélium irrégulier, composé de cellules pigmentées cubiques ou allongées. Cette lamelle sort de la choroïde avec les vaisseaux, l'épithélium pigmenté, au contraire, me semble un prolongement direct des cellules pigmentaires de la rétine dont les éléments, en se rapprochant du point d'entrée du procès, deviennent plus petites et passent insensiblement de la position verticale à la position horizontale."

---

[1]) Devant l'impropriété du mot Campanule de Haller, H. Virchow donne à cet organe le nom de ***musculus lentis***. Plateau et Beer qui s'occupèrent de la fonction physiologique de cet organe, insistent peu sur son anatomie, mais remarquent aussi l'inexactitude de la dénomination. Beer proposa pour le muscle d'après la fonction qu'il lui attribue le terme de ***retractor lentis***.

Ceci tout d'abord est à notre avis une erreur d'interprétation; une gaine rétinienne, avons-nous vu, manque dès le début. De même nous ne pouvons pas admettre la façon de voir de Schenk et de Bergmeister.

Quelle est maintenant la cause des divergences que nous venons de faire observer dans les descriptions, et quelle est la portée des remarques de Virchow, de Beer, de Manz, de Moreau et de celle de Carrière sur l'Hyppocampe?

Dans ce que nous avons trouvé chez les Syngnatides, nous nous écartons de la description de Leydig quant au procès falciforme. Mettons en parallèle avec ces résultats ceux obtenus chez d'autres poissons.

Il s'agit d'abord du Lepadogaster Candolii, dont les œufs tapissent l'intérieur du bulbe creux de Laminaria (Sacchoriza) bulbosa. Le mâle se fixe par sa ventouse à proximité des œufs et veille sur la ponte. Son rôle est difficile à déterminer, soit qu'il produise des remous pour renouveler l'eau à l'intérieur du bulbe, soit que par des soins de propreté il empêche le dépôt de diatomées sur les œufs; en tous cas, sa présence semble indispensable pour le développement et l'éclosion des œufs; nous ne les avons plus vu progresser dans les aquariums une fois le mâle enlevé. — Pour les premiers stades les figures sont absolument celles décrites d'une façon générale et répétées pour les Syngnatides. Au moment de l'éclosion, l'œil est ici déjà plus développé que chez les poissons précédents, car l'embryon est destiné à commencer immédiatement sa vie errante. La chambre antérieure est bien formée, la rétine totalement différenciée, la pigmentation rétinienne complète et forte, la choroïde contient une argentea. La fente est tout à fait fermée, même au niveau de l'iris, déjà constitué; il ne reste en bas et en avant qu'une courte boutonnière. Un vaisseau afférent pénètre sous le nerf optique, se ramifie dans une hyaloïde, nette; un vaisseau efférent sort au niveau de la boutonnière, mais, pas encore de trace d'appareil falciforme. Du vitré, encore peu abondant, on ne trouve que quelques vagues traces de réseau fibrillaire.

Chez l'adulte, un appareil falciforme s'est développé, de forme à peu près triangulaire, pigmenté sur ses deux faces, à courte insertion

irienne, à court pédoncule choroïdien et dont la troisième extrémité se termine par une bandelette anhiste fixée au cristallin. L'hyaloïde porte un système vasculaire peu abondant. Le vitré se montre dans les préparations comme un réseau finement fibrillaire. Du côté supérieur les fibres allant du corps ciliaire au cristallin sont plus denses. Il en est de même des fibres allant de toute la partie proximale de l'appareil falciforme vers le cristallin, vers le pôle postérieur de l'œil, et la papille du nerf optique. Ces dernières rappellent la direction de la fente.

Nous ne possédons pas pour le Lepadogaster Candolii, de stades intermédiaires entre les embryons à l'éclosion et peu après (2,5 à 3 mm), et l'adulte (30 mm); tout au plus pouvons-nous joindre ici l'observation de jeunes Lepadogaster bimaculatus de 7,5 à 8,5 mm, un type voisin, dont l'œil adulte a la plus grande ressemblance avec celui de Lepadogaster Candolii. Ici un appareil falciforme différencié est déjà constitué. Le vitré est déjà bien structuré, mais la condensation de fibres à directions spéciales, que nous trouvons chez l'adulte, ne fait encore que débuter.

Donc ici encore l'appareil falciforme a un court pédicule choroïdien. Pour le Blennius pavo il faudrait répéter absolument ce que vient d'être dit du Lepadogaster. Arrivé au moment de l'éclosion l'œil est également bien développé, la rétine tout à fait différenciée; la fente est fermée même à l'iris, à l'exception d'une boutonnière en avant et en bas. Un vaisseau entre par la papille, se divise en système hyaloïdien, courant dans une membrane hyaloïde. Le vitré n'est encore représenté que par un vague réseau. L'ébauche de l'appareil falciforme n'apparaît que plus tard.

Il en est encore de même pour des embryons de Cyclopterus lumpus. Chez le Blennius adulte le vitré prend l'aspect décrit chez les Syngnatides, chez le Lepadogaster, et l'appareil falciforme qui s'est développé correspond absolument au cours pédicule choroïdien.

Les mêmes dispositions se retrouvent chez d'autres Blennidés: Blennius gattorugine, Blennius pholis ainsi que chez le Cottus scorpius et chez le Clupea sprattus dont nous ne possédons pas de stades embryonnaires.

En étudiant maintenant le développement de l'œil du Merlangus

carbonarius on retrouve encore toujours les mêmes phénomènes se rapportant au développement de l'hyaloïde, du vitré. Mais la boutonnière laissée lors de la fermeture de la fente est plus longue, d'où l'appareil falciforme — d'apparition également tardive, car il débute chez un embryon de 4 mm — a un pédicule choroïdien plus étendu, allongement qui porte non sur l'insertion musculaire, mais sur l'éperon. Il en est de même chez le Gobius minutus.

Chez le Crenilabrus melops et le Gasterosteus maritimus, dont nous n'avons malheureusement pas de stades embryonnaires, le pédicule choroïdien de l'appareil falciforme, ou mieux son éperon, est beaucoup plus long; il atteint environ la moitié de la distance qui sépare l'insertion de la partie musculaire et la papille du nerf optique.

Quant à la Pleuronectes platessa, dont nous avons étudié des stades avant l'éclosion, un embryon type droit (5 mm), des embryons au moment de la rotation des yeux (10 mm), des individus jeunes de 15 à 30 mm, enfin des adultes, remarquons qu'à aucun moment on n'observe la fusion complète des bords de la fente. Il y reste intercallé une mince traînée pigmentée choroïdienne, et le pédoncule choroïdien de l'appareil falciforme, ou si l'on préfère, son éperon, se prolonge jusqu'à la papille du nerf optique.

Nous ne reviendrons pas sur la structure de la partie musculaire de l'appareil falciforme: celle appelée Campanule de Haller, si soigneusement étudié par Leydig, ni sur le soi-disant tendon qui le termine. Celui-ci est de longueur très variable, et n'existe presque pas chez la Pleuronectes platessa; à notre avis, d'après les données embryologiques qui précèdent ce prolongement anhiste a la même signification et la même origine que les fibres du vitré et de la Zonule de Zinn. Il est d'ailleurs en rapport intime avec ces fibres comme terminant le bord musculaire qui est en rapport avec l'hyaloïde.

Arrêtons-nous plus longuement à la partie de l'appareil qu'on appelle processus falciformis. On peut difficilement parler de processus falciformis chez les poissons tels que les Syngnatides, les Blennidés, le Lepadogaster, le Cottus scorpius, le Clupea sprattus, où le pédicule choroïdien de l'appareil est si court; le processus ne serait ici représenté que par le petit éperon qui termine cette insertion; et

d'après la description donnée par Carrière de l'appareil falciforme de l'Hyppocampe, ce poisson rentre dans la même catégorie: à ce point de vue l'observation de cet auteur nous parait importante.

Chez le Merlangus carbonarius, le Gobius minutus, l'éperon représentant le processus falciformis est un peu plus long. Il atteint une longueur plus grande encore chez le Crenilabrus melops et chez le Gasterosteus. Ici le mot de processus falciforme nous semble convenir mieux. L'organe n'atteint réellement la papille que chez quelques poissons, tels la Pleuronectes platessa.

Quand l'éperon est court, il est difficile d'y retrouver avec netteté les parties constituantes décrites par Leydig; il n'en est plus de même quand elle est très longue comme chez ces derniers poissons.

Nous trouvons une gaine mésodermique, pauvre en éléments cellulaires, dans la constitution de laquelle se confondent la choroïde, l'hyaloïde et des parties condensées du vitré. Bref il y a continuité entre tous ces dérivés du mésoderme.

Cette gaine loge des vaisseaux sur lesquels nous revenons à l'instant et le nerf signalé par Leydig et que Leuckart fait provenir du nerf oculomoteur. Le rôle que Manz fait jouer au procès falciforme, d'aider à l'action de la Campanule pour attirer le cristallin en arrière ne peut donc être constant.

Sous le rapport des vaisseaux de l'œil, H. Virchow a divisé les poissons ainsi: 1° ceux où l'artère pénètre par le bord ciliaire et où la veine sort au même niveau (Ganoïdes osseux, Glanis).

2° ceux où l'artère entre par la papille, la veine sortant au rebord ciliaire (Cyprinoïdes).

3° ceux où l'artère pénètre par la papille, la veine sortant au même niveau (Murœnides).

On pourrait rattacher les Sélaciens au premier groupe d'après ce que nous avons dit plus haut de leur développement embryonnaire.

Nous étendrons le second groupe à tous les poissons doués d'un appareil falciforme, mais chez tous le système vasculaire hyaloïdien n'atteint pas la même importance. H. Virchow et Beer font cette remarque pour les poissons du général: chez certains pleuronectes,

dit le premier, seulement une partie de la surface du vitré est vascularisée, chez d'autres poissons les vaisseaux manquent totalement.

Disons que cette remarque s'applique aussi au second groupe en particulier. Ainsi chez le Crenilabrus melops, l'artère qui entre sous la papille se divise en un réseau dont les branches aboutissent à un cercle veineux à l'ora serrata. Les branches artérielles qui vont à l'appareil falciforme n'ont qu'une importance absolument secondaire. Le long du pédoncule de l'appareil se trouve de chaqne côté une veine; c'est d'abord la veine du côté nasal de l'appareil qui est la plus importante, elle y pénètre très tôt; plus loin c'est la veine du côté temporal qui est la plus grande.

Elles se rejoignent au niveau de l'insertion de la partie musculaire de l'appareil pour sortir en un tronc unique; la veine efférente de la Campanule s'y jete également.

Chez d'autres poissons, tel le Cottus scorpius, où le réseau hyaloïdien est moins développé, il n'y a pas de cercle veineux antérieur; les veines qui courent au niveau de l'appareil falciforme prennent une importance compensatrice.

Le système hyaloïdien est encore plus rudimentaire chez le Caranx. Pourtant, ici la partie musculaire de l'appareil falciforme est fort développée. La vascularisation de celle-ci provient sans doute de la choroïde, chez cet animal et chez les autres; nos préparations sont insuffisantes à ce sujet, et faute d'injections démonstratives, nous ne pouvons emettre à ce trajet qu'une hypothèse.

Enfin, pour ce qui est du troisième groupe de Virchow, nous n'avons pu étudier l'embryologie complète d'un murœnide, mais les matériaux que nous avons pu trouver nous fournissent quelques observations. Nous ne connaissons pas encore le travail étendu annoncé par Grassi sur l'embryologie des Murœnides, mais les figures de Leptocéphales, reprises de Grassi et que nous avons eu l'occasion de voir et dont la plus belle est peut être celle du livre de M'Intosch et Masterman, ne montrent plus de fente optique pour un Leptocéphale Morisii de 18 mm, non plus que pour un tout jeune Congre. Or dans l'œil d'un jeune Conger vulgaris de $19^{1}/_{2}$ mm dont nous disposons, les bords de la fente sont rapprochés mais il *n'y a pas encore trace de fermeture.*

Il n'y a pas encore de réseau hyaloïdien, mais un grand vaisseau entre sous la papille, court dans la fente et *sort en avant et en bas.* Le vitré est peu développé, le cristallin remplit presque toute la cavité oculaire. Chez un Conger vulgaris de 70 mm la fente est fermée, l'œil à peu près développé; le vitré est encore toujours peu abondant. Il y a un réseau hyaloïdien, mais nous ne trouvons plus de vaisseau sortant en avant et en bas. Nous n'oserions affirmer, sur nos préparations, que deux vaisseaux sont logés sous la papille, mais il est probable qu'à ce moment est ébauché le système de vascularisation décrit chez ces animaux à l'état adulte par H. Virchow.

En résumé il nous semble inexact de dire que chez les poissons osseux un processus falciformis part de la papille du nerf optique pour s'épaissir au rebord ciliaire en constituant la Campanule de Haller qui s'attache au cristallin.

Il existe un appareil falciforme, né assez tardivement au niveau de la fente optique, aux dépens d'une lame mésodermique, plus ou moins longue d'après que la fente est, ou entièrement ouverte, ou en partie fermée, ou ne laisse qu'une boutonnière antérieure, à ce moment.

L'appareil se compose de deux parties. L'une distale, partie essentielle, est une lame pigmentée musculaire, à fibres lisses, s'avançant perpendiculairement dans l'espace du vitré et qui enserre le cristallin comme les doigts et la main saisissent une sphère (d'après l'expression de Leydig) et se termine sur la capsule de cet organe par des fibrilles plus ou moins longues; elle a également un insertion irienne. La direction des éléments musculaires est tangentielle au cristallin. L'autre partie a la forme d'un éperon, plus ou moins long d'après la longueur du pédicule choroïdien: très bref chez quelques poissons, plus long chez d'autres, il peut parfois s'étendre jusqu'à la papille de nerf optique — (comme ceci est plutôt exceptionnel, nous croyons preférable de négliger le nom de processus falciformis désignant un organe inconstant et employons ce nom sous la forme d'*appareil falciforme* pour l'ensemble des deux parties constituantes l'éperon et la Campanule de Haller, quoique ce dernier nom, comme on l'a fait remarquer, est à vrai dire impropre, l'organe qu'il désigne

étant applati, lamellaire). — Cet éperon est un dérivé mésodermique. il résulte de la fusion et de la continuité de la choroïde, de l'hyaloïde et des fibres du vitré. L'hyaloïde n'est adhérente à la partie musculaire que le long du bord proximal. De l'éperon et de la base de la Campanule partent des fibres du vitré plus condensées, qui se dirigent en éventail vers le cristallin, vers le pôle postérieur de l'œil et vers la papille du nerf optique.

II. Grenouille. Pour cet animal, nous ne possédons pas un stade antérieur à l'apparition d'éléments figurés dans la vésicule oculaire, mais nous en reférant à Götte, nous voyons que chez le Bombinator l'invasion du mésoderme débute par des prolongements cellulaires fibrillaires, suivis bientôt de cellules, comme chez les autres vertébrés.

Chez l'embryon de Grenouille tout jeune, au moment où il se débarasse de sa coque gélatineuse, on trouve l'œil à l'état suivant: le tractus optique a encore une lumière assez grande; le cristallin est isolé de l'ectoderme; le feuillet interne de la rétine ne montre pas encore de différenciation apparente, mais on voit se révéler les premières fibres optiques (ici encore elles ont un développement centripète).

S'il faut de l'attention pour distinguer dans la vésicule optique secondaire l'endothélium formant le premier vaisseau sanguin, les globules rouges, au contraire, sautent aux yeux; à ce stade ce sont de grandes cellules, à noyau assez chromatique, et dont le protoplasme est rempli de gros grains vitellins. Par des séries frontales et sagittales on voit que ce premier vaisseau entre par la fente optique, longe celle-ci pour sortir en avant, et qu'une branche s'en détache et sort en haut entre le cristallin et le rebord supérieur de la vésicule optique secondaire.

Dans un stade un peu plus avancé, le tractus est réduit à une rangée cellulaire pleine, mais la rétine ne présente toujours pas de différenciation apparente. La fente optique est devenue plus longue par la croissance de ses limites. L'artère qui court dans le creux. à partie de l'origine de celui sur le tractus optique. se divise, arrivée

dans l'œil, en deux branches: l'une inférieure court dans la fente et sort inférieurement au cristallin, l'autre monte, émet bientôt deux ou trois collatérales qui, toutes, se rejoignent pour sortir en un tronc unique au dessus du cristallin.

Déjà ici des éléments conjonctifs se trouvent dans les mailles laissées par ces collatérales. C'est le début de l'hyaloïde.

Chez un embryon de 5 jours on observe l'ébauche des muscles orbitaires et le début de la différenciation rétinienne: la couche moléculaire interne se montre. Ici la disposition vasculaire est la même que tantôt, l'hyaloïde est nette, quelques fibres se voyent dans le vitré, la fente est toujours ouverte.

Mais bientôt, vers l'apparition de la couche rétinienne réticulaire interne, la fermeture se produit, marchant d'arrière en avant; c'est à dire, que, *partant du nerf optique, elle refoule l'artère de la fente devant elle.* Nous retrouvons donc le mode de fermeture que nous avons signalé les Sélaciens.

Chez un têtard de dix jours, on distingue déjà bien la couche rétinienne réticulaire externe. Dans l'intérieur de l'œil les vaisseaux forment nettement un système hyaloïdien développé. Un vaisseau sort encore au dessus du cristallin, mais il est moins important que le vaisseau qui passe à la partie inférieure de la vésicule, par le reste antérieur de la fente. L'occlusion de celle-ci progresse sur le rebord de la cupule optique, au niveau des futurs Corps ciliaires, de façon à ne laisser au vaisseau qu'une boutonnière allongée.

L'artère, qui sortait au bord supérieur du cristallin, semble s'être oblitérée par le contact intime du corps ciliaire avec cet organe. A la boutonnière, au contraire, qui est désormais la seule communication, le vaisseau semble double, grâce probablement à la différenciation d'une voie veineuse à côté de l'artère.

En tous cas, dès ce moment nous trouvons devant un état qui reste celui de l'adulte. Comme l'a démontré H. Virchow et comme nous avons pu le voir nous même par des injections, l'artère ophtalmique suit le nerf optique et, après l'entrée de celui-ci dans le bulbe, longe le méridien qui continue la direction du nerf; au niveau du corps ciliaire, elle donne deux artères iriennes, le reste pénètre comme

artère hyaloïdienne à la partie inférieure du cercle ciliaire. Elle se divise sur l'hyaloïde en une branche temporale et une branche nasale plus petite que la précédente: elles commencent par constituer un cercle artériel autour du cristallin puis se résolvent en capillaires. La veine nait par trois branches: deux sont parallèles à l'artère, et forment un cercle veineux autour du cristallin; une troisième vient de la région maculaire et est celle que l'on voit si bien à l'ophtalmoscope. Le tronc veineux sort à côté de l'artère.

Au stade qui nous occupait, l'hyaloïde, dans laquelle courrent ces vaisseaux est nettement définie. Elle a avec la rétine, où la différenciation, est maintenant achevée, une adhérence intime surtout au niveau du nerf optique et du corps ciliaire. Mais comme chez ces animaux il y a peu de fibres de Müller, la limitante interne est très fine, on ne peut démontrer sa coexistence avec l'hyaloïde qu'à de rares endroits présentant des arrachements favorables. — Des fibrilles parcourant l'espace de la vésicule optique apparaissent plus nombreuses, elles constitueront le vitré; c'est vers ce moment que le tissu mésodermique intraoculaire perd ses rapports antérieurs.

Toute cette disposition se précise pendant la croissance du têtard. A l'époque de l'apparition des pattes, nous verrons se former la Zonule de Zinn. Dès lors la situation est pour ainsi dire celle de l'adulte: le vitré, dont le réseau porte des noyaux assez nombreux, est limité par une hyaloïde vascularisée. Des endroits où une séparation entre l'hyaloïde et la rétine s'est produite artificiellement, au cours des manipulations, montrent la coexistence d'une membrane hyaloïde mésodermique et d'une limitante interne rétinienne, telle que nous la retrouvons chez les autres vertébrés.

III. Lézard. Les premières phases du développement de cet animal ont été décrites et dessinées avec soin par Kessler (Fig. 76, 78). La fente optique débutante loge un vaisseau, et après qu'elle s'est allongée, il continue à la suivre sur toute son étendue, remontant même dans la cavité du vitré. Comme chez les oiseaux, un fin réseau fibrillaire part de ce vaisseau et, comme le remarque Kessler, porte beaucoup de noyaux. Cet auteur les interprète comme corpuscules sanguins extavasés; nous les considérons au contraire comme con-

jonctifs, et appelons surtout l'attention sur eux pour le fait que chez les unes, le nombre de ces noyaux est bien plus considérable que chez les autres espèces animales. A la périphérie, la disposition du réseau semble ébaucher une hyaloïde; les rapports antérieurs transitoires se retrouvent également.

C'est à ce moment que la fente se ferme et qu'il devient question du peigne: „La fente se fermant, dit Kessler, le vaisseau se trouve après son entrée sous le nerf optique (à côté de la première ébauche du peigne) dans l'espace du vitré, traverse celui-ci en restant assez près du plancher de la vésicule optique secondaire et sort au niveau du reste antérieur de la fente à la région ciliaire, pour se jeter dans les veines choroïdiennes. Cette ouverture antérieure s'oblitérant, le sang est obligé de trouver une nouvelle voie de sortie par le peigne qui se développe à ses côtés. Le reste du vaisseau primitif s'atrophie."

Telle est l'explication donnée par Kessler, mais ces embryons montrant des images relativement simples, et ayant sur les oiseaux le grand avantage d'avoir la papille et la base du peigne beaucoup plus courtes, méritent qu'on s'arrête un peu au développement de ce dernier organe.

Chez des embryons de 15 à 20 mm (de la tête à l'extrémité de la queue) on voit s'élever à l'extrémité de la papille un peu allongée, un cône de tissu conjonctif bien délimité, mais assez lâche dans sa masse. Il est seulement en rapport de contiguité avec l'artère dont le trajet est encore toujours complet jusqu'en avant. D'autre part, l'ébauche du peigne est en *continuité avec le mésoderme choroïdien par un cordon plein longeant latéralement et supérieurement le trajet de l'artère.* Cette ébauche se creuse sans tarder de lumières vasculaires venant de la choroïde, puis se met en rapport avec l'artère de façon à lui constituer une voie éfférente nouvelle, qui se différencie, tandis que l'extrémité antérieure du vaisseau primitif, non différencié, s'atrophie.

La partie proximale de l'artère entre en rapport plus intime avec cette ébauche; la partie distale régresse.

Le peigne, ainsi constitué, se pigmente; son réseau vasculaire devient plus complet. Entretemps par l'adjonction de nouvelles fibres nerveuses la papille du nerf optique s'est allongée un peu; la base de

fixation du peigne est encore toujours relativement étroite chez le jeune lézard, au moment de la naissance; l'organe semble implanté dans la moitié inférieure de l'expansion des fibres optiques.

IV. Oiseaux. Nous avons étudié des séries d'embryons du moineau, du pigeon et du poulet. Elles nous ont donné des résultats à peu près identiques; nous ne les séparerons donc pas dans la description.

Rappelons avant tout que contrairement à l'opinion soutenue par Kessler, souvent discutée depuis, nous croyons qu'on ne peut nier la présence du tissu mésodermique dans la vésicule optique secondaire, dès le début.

Quand la vésicule cristallinienne est en voie de se constituer on peut déjà y observer, mais encore rarement il est vrai, des traces de mésoderme.

Bientôt après la fente optique s'invagine, le phénomène commence du côté antéro-inférieur et s'étend, tant du côté proximal que du côté distal. Tout le long de la fente on peut suivre un vaisseau sanguin.

A ce stade, qui correspond chez le poulet à trois ou quatre jours d'incubation, on voit partir du vaisseau en question, dans des directions différentes et d'une façon irrégulière, des filaments anastomosés peu nombreux. Comme chez le lézard quelques-uns de ces filaments portent un noyau. Nous ne croyons pas devoir envisager la présence de ces filaments comme accidentelle, ni les interprèter comme appartenant à des leucocytes, d'après Kessler. Ce réseau de fibrilles avec ses quelques éléments nucléaires se retrouve,, comme nous le verrons, de stade en stade, plus serré et nous amène progressivement à la disposition que montre dans nos préparations le vitré à la fin de la période embryonnaire.

Mais un fait à constater et que nous avons déjà signalé plus haut, c'est l'extrême pauvreté du réseau du vitré des oiseaux en éléments figurés nucléaires. Ce détail frappe l'attention dès le début et ce fut là le point de départ de la théorie de la formation du vitré par transsudation (Kessler).

Chez les animaux que nous avons étudiés, on voit nettement, dans les stades les plus jeunes ce réseau être en rapport, à l'équateur du cristallin, avec le tissu mésodermique périoculaire qui s'avance jusqu'au rebord antérieur de la cupule optique.

Les dispositions telles que nous venons de les décrire deviennent de plus en plus nettes avec les progrès du développement. Vers le moment où les éléments de la paroi proximale de la vésicule cristallinienne commencent à s'allonger, les bords de la fente optique se rapprochent. L'artère y est toujours présente, fait même un peu saillie dans l'intérieur de l'œil. C'est de là, inférieurement, que part le réseau du vitré, il y est le plus dense, ses noyaux y sont les plus nombreux.

Les rapports mésodermiques antérieurs existent toujours, mais ne deviennent bien apparents que par de légers arrachements, d'ailleurs fréquents; le rebord antérieur de la cupule vient très tôt s'appliquer intimement sur le cristallin; la section éloigne généralement cet organe en l'entraînant un peu, ce dont témoignent les formes en empreintes à la région ciliaire.

Si, à ce moment, on porte par l'œil une coupe frontale et légèrement oblique, on peut passer plus ou moins par la fente et par l'artère primitive et obtenir la figure que Kessler (fig. 10 *A*) a dessinée pour le pigeon. Cet auteur décrit cette artère comme une anse qui retournerait sous la rétine, mais on ne peut suivre pendant longtemps cette branche inférieure, car celle se confond bientôt avec les vaisseaux choroïdiens en formation.

Avec les progrès du développement (poulet de 7 à 8 jours, pigeon id, moineau) on voit que les fibrilles en réseau, que nous avons vu partir de l'artère, sont plus condensées à la périphérie; la membrane hyaloïde se constitue. Elle naitrait donc indirectement, comme le réseau dont elle fait pour ainsi dire parti, en rapport intime avec cette artère primitive qui court dans la fente encore ouverte. Elle s'applique contre la couche des fibres optiques qui limitent intérieurement la rétine, où la disposition en couches n'a pas encore apparu, et se poursuit jusque sur le corps ciliaire, déjà en légère saillie. L'adhérence à la rétine ne doit être que fort légère, car presque

partout la fixation a produit le décollement; elle ne semble plus forte qu'au niveau du corps ciliaire.

Dans les stades suivants (Poulet de 8—9 jours) se font:

1° la fermeture de la fente optique qui commence là où avait débuté l'invagination et s'étend de part et d'autre;

2° la formation du peigne;

3° la différenciation rétinienne, dont nous prendrons les progrès comme points de repère.

L'étude de l'embryologie du peigne des oiseaux fut entreprise par Mihalkovicz et par Kessler.

Le travail de Mihalkovicz ne semble pas fait sur des coupes en séries; l'auteur ne parle pas de l'artère primitive; pour lui, le peigne résulte de la prolifération d'une languette mésodermique située dès l'abord dans la fente rétinienne, formation qui peu à peu est séparée, isolée du mésoderme choroïdien par l'interposition des fibres optiques.

Kessler a étudié les premiers stades d'une façon plus rigoureuse. Jusqu'à la fin du cinquième jour, la fente est ouverte entièrement; on y trouve l'artère primitive faisant un peu saillie dans l'espace du vitré. Il ne tranche pas. d'une façon décisive, la question de savoir si l'ébauche du peigne, qui se présente sous la forme d'une crête mésodermique, nait aux dépens du vaisseau existant, ou à côté. Le vaisseau éfférent serait pour lui la branche inférieure de son anse vasculaire primitive. Quant à la différenciation des éléments du peigne, elle ne résulterait pas de la pénétration de bourgeons vasculaires et d'éléments sanguins partis des vaisseaux voisins; mais de la différenciation de la masse mésodermique *sur place* en endothèles vasculaires, en globules sanguins et en cellules pigmentaires. Cette dernière interprétation nous semble plutôt contraire à toutes les données embryologiques actuelles et tout en confirmant la plupart des constatations de cet auteur, nous interprétons plutôt la vascularisation de la façon opposée.

Kessler n'avait étudié les stades suivants qu'à la loupe, après dissection; nous avons essayé de compléter ses résultats par des coupes sériées, d'après lesquelles nous avons construit les diagrammes ci-joints, pour répresenter les progrès du développement du peigne.

Le premier de ceux-ci montre qu'avant le septième jour on ne trouve dans la fente que l'artère primitive.

A ce moment correspond l'apparition des fibres optiques et le début de la fermeture de la fente, si bien qu'à la fin du huitième jour on a l'image donnée par le diagramme 2. A la partie ciliaire de la rétine il ne reste de la fente qu'une boutonnière qui laisse passer le bout périphérique de l'artére primordiale; elle court dans le vitré près du plancher de la vésicule; seule sa direction dénonce la situation primitive de la fente; enfin du côté proximal, sur la moitié de son étendue primitive, la fente n'est pas encore fermée; ses lèvres se relèvent un peu; entre elles s'insinue une lame mésodermique qui, arrivée dans l'œil, s'étale légèrement; en même temps, c'est sur tout cet espace qui s'étend l'entrée des fibres optiques.

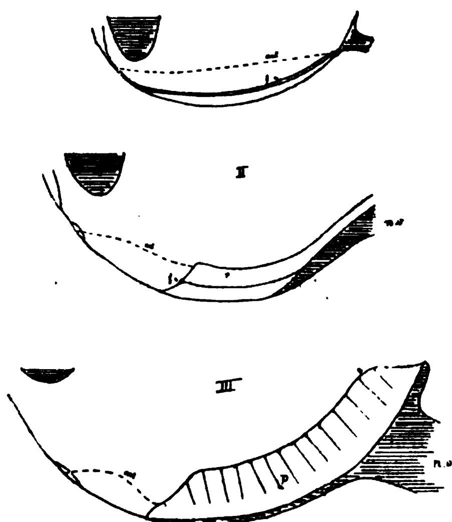


Fig. 2.

Comme la direction de la base du peigne est oblique et courbe, aucune série de coupes ne peut être perpendiculaire ou parallèle à sa direction. Aussi les figures ne sont-elles jamais tout à fait favorables pour étudier sa forme exacte et ses rapports. Sur des coupes très obliques il devient même difficile de délimiter le mésoderme de la rétine. Une indication est précieuse: l'hyaloïde est intimement adhérente au peigne et *se confond intimement avec sa surface*, tandis qu'elle s'écarte généralement de la rétine; de façon que l'on trouve dans les coupes des images telles montre la fig. 30 chez le poulet.

L'ébauche du peigne est la plus grande du côté distal. Elle naît, non de la prolifération des tuniques de l'artère primordiale, mais à côté de celle-ci, aux dépens du mésoderme au niveau de la fente et

en rapport direct avec la choroïde. Le sommet du peigne, en effet, est latéral au point d'émergence de l'artère.

Dès l'abord on y trouve de fines lumières vasculaires. Comme les fibres du nerf optique deviennent de plus en plus abondantes et occupent toute la fente du côté proximal, on ne trouve de communications vasculaires avec le mésoderme périoculaire qu'immédiatement au delà de l'expansion nerveuse. C'est du reste là que, dans des stades un peu plus avancés, on voit des lumières vasculaires plus nombreuses, dont une est probablement destinée à devenir la grande veine choroïdienne efférente du peigne.

A partir du onzième jour, des plissements apparaissent dans l'organe. L'état au treizième jour est exprimé par le diagramme 3.

La communication antérieure existe encore, mais est destinée à disparaître bientôt. La base du peigne s'est avancée, en s'étalant sur presque toute l'entrée des fibres optiques, et, comme le dit Mihalkovicz, c'est ce fait qui semble isoler (sauf les rapports vasculaires!) le peigne du mésoderme choroïdien.

Chez le poulet l'organe est tout à fait constitué au 17me ou 18me jour.

Le développement du peigne est donc analogue chez le lézard et chez les oiseaux. Certainement sa disposition chez le lézard se rapproche plus de la forme primitive que les stades embryonnaires, même les plus jeunes, chez les oiseaux. Là chaque partie de l'organe visuel a atteint un degré de perfectionnement très avancé, pour donner, par leur ensemble, la haute valeur physiologique de l'œil de ces animaux, ce qui doit se répercuter sur les phases embryologiques.

En se rapportant donc surtout à ce que nous avons décrit chez le lézard, on voit que le peigne exprime l'apparition, aux côtés de l'artère primitive de l'œil, d'une voie efférente veineuse partie de la choroïde (au cours de la différenciation des vaisseaux dans le corps de l'embryon). Cette voie nouvelle a pour conséquence la régression de l'ancien trajet vasculaire non différencié.

Le peigne apparaît notablement plus en arrière que l'appareil falciforme; et considéré dans sa forme simple, tel qu'on le trouve chez l'embryon de lézard, ne permet pas, nous semble-t-il, les rapprochements que peuvent faire supposer des dissections d'anatomie macro-

scopique. D'ailleurs, à aucun stade embryonnaire on ne retrouve la moindre trace de l'organe spécial des Téléostéins chez les Sélaciens et les Batraciens, groupes plus voisins des poissons osseux que les reptiles et les oiseaux. Nous revenons sur ces rapprochements dans nos considérations d'anatomie comparée.

Le peigne des oiseaux est, dès le début, écarté de la papille par la grande masse des fibres optiques. Il atteint, de plus, bien vite un grand développement, mais il reste en tout parfaitement homologue à la disposition rudimentaire du lézard.

Le but de ce grand développement est, soit d'augmenter la surface d'hématose, soit plus probablement de constituer un organe érectile, équilibrateur de la pression intraoculaire lors de l'accomodation si puissante chez ces animaux. Nous comptons du reste étudier ces phénomènes dans un nouveau travail.

V. Mammifères. Comme nous l'avons vu, on constate la présence du mésoderme, à l'état de fibrilles, déjà entre l'épaississement cristallinien et la vésicule optique primitive. L'invagination de celle-ci a commencé inférieurement et s'étend tant en avant que sur le tractus optique. En parcourant des séries de coupes frontales horizontales, on ne distingue dans la partie supérieure de la vésicule secondaire que des fibrilles, celles déjà signalées par Kölliker; plus bas celles-ci portent des noyaux; enfin du côté inférieur elles se réunissent avec le vaisseau primitif de la fente.

Keibel, Angelucci nient la présence de tout élément figuré autre que l'endothélium vasculaire; de rares noyaux se rattachent à de cellules migratrices. Tornatola, non plus, ne voit dans ces éléments que des cellules vasoformatives; le reste du vitré étant pour lui d'origine rétinienne. Mais certains de ces noyaux ne semblent guère vasculaires par leur isolement au milieu des fibrilles embiantes. Puis, nous les rapprochons de ceux que l'on trouve dans l'ébauche du vitré chez les Sauropsides, surtout le lézard, où un rôle vasoformatif est naturellement exclu.

Tout ce mésoderme intraoculaire est largement en rapport avec ce même tissu périoculaire, d'un côté, à la fente optique, de l'autre, tout autour du cristallin.

C'est du vaisseau primitif que sont partis les bourgeons vasculaires qui vont s'étendre rapidement pour former, par leur ensemble, le système vasculaire hyaloïdien. En avant, tout au pourtour du cristallin, ils sont rejoints par ceux du mésoderme périoculaire. Quoique l'artère centrale existe toujours, il ne s'en suit pas, d'après Kessler et Schulze, qu'elle soit toujours la plus importante. Chez la souris, d'après ce dernier, des artères accessoires présentent un calibre tout aussi volumineux.

La fermeture de la fente, précoce et complète chez les Mammifères, individualise ce système. Déjà chez le lapin de 10 à 11 mm de longueur nuccale, on a la disposition suivante: l'artère primitive se trouve dans la fente du tractus optique; autour d'elle se concentrent les fibres optiques, d'où sa position centrale dans la papille. Elle se dirige droit vers le pôle postérieur du cristallin comme artère hyaloïdienne et s'y divise en s'étalant. Déjà à la moitié de sa course, elle émet des branches, d'une façon peu régulière et c'est, généralement, plutôt un pinceau de vaisseaux qui atteint le cristallin. De ces artères part un réseau de fibrilles, portant de rares noyaux, se dirigeant dans tous les sens et s'étendant jusqu'à la rétine; c'est l'ébauche du vitré.

La partie périphérique acquiert bientôt un développement particulier (lapin 12 mm). Des vaisseaux se détachent de l'artère hyaloïdienne à son entrée dans l'œil, restent périphériques et s'anastomosent. Les fibrilles et les éléments conjonctifs entre ces vaisseaux forment une lame plus dense; l'hyaloïde est constituée.

Dans nos préparations de lapin (12 mm) vache 4 cm, chien 8 cm, nous voyons cette membrane en continuité constante avec la tunique de l'artère et n'être en rapport de contiguité avec la rétine que d'une façon tout à fait discontinue.

L'artère primitive a formé sur la face postérieure du cristallin un lacis qui déborde à l'équateur et s'anastomose avec les vaisseaux qui courent au bord antérieur de la cupule optique. Encore avant la formation de la chambre antérieure (lapin de 12 mm) ceux-ci se sont également étendus en un réseau vasculaire antérieur; ainsi se trouve constituée la tunique vasculaire du cristallin. Entretemps, le corps ciliaire, en se développant, s'est rapproché assez intimement du

cristallin; il ne reste interposé que a) l'hyaloïde, b) la tunique vasculaire péricristallinienne.

Dans leur études spéciales du système vasculaire de l'œil des mammifères, Schulze et Voll montrent, qu'à l'époque du plus grand développement du système hyaloïdien apparait un nouveau système vasculaire. Il naît derrière l'expansion du nerf optique aux dépens soit des vaisseaux choroïdiens (chat), soit d'un anneau formé à la fois par le système choroïdien et l'artère centrale (porc), soit enfin d'un réseau formé par les mêmes vaisseaux (ruminants). Il se présente sous la forme d'une fine membrane qui se vascularise bientôt et dont les vaisseaux se différencient et se mettent en rapport intime avec la rétine. On la trouve chez le bœuf de 9—13 cm, chez le fœtus humain de 3 mois. Pour atteindre l'ora serrata elle met, d'après les animaux, un temps très variable: c'est à peu près au 6me mois chez l'enfant; elle y parvient après la naissance seulement chez le chat et le chien; elle reste tout à fait rudimentaire chez le cobaye.

Son apparition est bientôt suivie de la régression du système hyaloïdien, résorption qui va de la périphérie vers le centre; mais remarquons que le phénomène se limite aux endothéliums vasculaires; il reste une membrane hyaloïdienne continue, ne portant plus que de rares noyaux, et pour la description de laquelle nous nous rallions sans réserve à l'interprétation de Retzius. A côté de cette hyaloïde mésodermique, il nous semble, comme à cet auteur, qu'on ne peut nier l'existence d'une limitante interne rétinienne.

L'adhérence assez forte qui s'établit entre l'hyaloïde et la rétine, dans les derniers stades embryonnaire et chez l'adulte, donnent par des arrachements artificiels des images qui prètent souvent à des erreurs d'interprétation. Les rapports exacts s'observent mieux en suivant le développement. D'abord, l'hyaloïde existe seule, et l'adhérence avec la rétine est presque nulle; ce n'est que quand la rétine se différencie et, après l'apparition des cellules ganglionnaires, de la réticulaire et de la granuleuse internes, qu'on trouve des fibres de Müller et qu'une limitante interne naît. Avec des matériaux un peu favorables, quand les arrachements sont peu violents, on peut démontrer parfaitement la disposition que nous décrivons.

Avec Schwalbe et Retzius nous concluons que la limitante interne est d'origine rétinienne: „Elle n'est pas, à proprement parler, une membrane; elle exprime le contour de la rétine et consiste en l'accolement en forme de mosaïque des bases des cellules de Müller.“

Tornatola, avons-nous vu dans la bibliographie, a voulu démontrer une participation rétinienne prépondérante à la formation du vitré, partant à l'hyaloïde. Celle-ci et la limitante interne feraient un et ne seraient que la condensation plus ou moins artificielle du vitré. tel qu'il le conçoit. Seuls les vaisseaux seraient fournis par le mésoderme.

L'auteur se base sur le fait que, chez le poulet de 4 jours, l'embryon humain de 6 semaines, et dans quelques stades analogues chez d'autres mammifères, on verrait les cellules rétiniennes envoyer des prolongements dans la vésicule oculaire.

Nous ne croyons pas pouvoir nous ranger à cette manière de voir pour différentes raisons.

Il serait difficile de considérer le phénomène comme une sécrétion, malgré les exemples que l'auteur tire de la bibliographie ayant rapport aux animaux inférieurs; chez les vertébrés, du moins, ce serait là un fait unique. En effet la paroi interne de la vésicule oculaire secondaire est l'homologue d'une paroi cérébrale externe, ou de la base d'un épithélium sensoriel, et, là, des phénomènes d'excrétion n'ont pas encore été décrits. Plus tard l'épanouissement des fibres optiques s'intercale entre le vitré et la rétine; les phénomènes excrétoires devraient donc être reportés au niveau de l'ora serrata et de la rétine ciliaire. Or. là, pas plus que sur toute la rétine avant sa différenciation, il ne se montre de modifications cellulaires spéciales qu'entraînerait inévitablement une fonction de secrétion.

L'auteur, d'ailleurs, interprète ses figures comme formées plutôt par des prolongements cellulaires. Il recommande une fixation spéciale (sublimé à l'eau de mer fortement acétisé); mais nous avons obtenu des figures analogues avec des liquides osmiques, et, d'autre fait, les résultats donnés par son fixateur ne sont pas absolument constants. Ses figures se rapportent surtout à des stades très jeunes. et c'est chose étonnante que, plus tard, lors du grand accroissement

du vitré, leur netteté diminue et que l'étendue où on les observe se restreint à la région ciliaire.

Signalons avant tout une cause d'erreur qui s'est présentée à nous: quel que soit le fixateur employé, nous trouvons aux différents âges et stades une délimitation nette des éléments cellulaires rétiniens, là où la coupe les a atteints perpendiculairement. Mais dans la même série, plus haut et plus bas, bien plus, dans la même coupe, là où la rétine est coupée obliquement, et d'autant plus que la section est plus oblique, on a l'illusion de prolongements cellulaires. Sont-elles simulées par la disposition des limites cellulaires, par des fibres optiques, ou, encore, par des dissociations artificielles?

Dans certaines figures Tornatola met en rapport avec les cellules rétiniennes ce léger réseau, plus ou moins amorphe, déjà décrit par Kessler chez les oiseaux et par Kölliker chez les mammifères et que nous avons signalé chez les divers animaux que nous avons examinés. Or ces fibrilles précèdent les éléments figurés mésoblastiques dans l'espace du vitré et sont en continuité avec le mésoderme périoculaire, à la fente et en avant. La fixation y amène des dispositions très inconstantes; des adhérences à la rétine, mais *aussi au cristallin.*

Ces fibrilles, avons-nous vu, conduisent chez les divers animaux, de proche en proche, à des éléments mésodermiques. S'il est difficile de dire, chez les mammifères, que ces éléments sont conjonctifs et non vasculaires, la chose est au contraire évidente chez les oiseaux et surtout chez le lézard.

Chez le très jeune têtard, où les gros globules sanguins font que le vaisseau occupe tout l'espace, et chez les poissons osseux on ne distingue un réseau fibrillaire que très tardivement, bien après la formation des vaisseaux, et la différenciation entière de la rétine.

Enfin dans toute la série des vertébrés on peut voir une hyaloïde conjonctive où les éléments ne sont certes pas tous vasculaires; cette membrane vient délimiter le vitré du côté de la rétine. Elle adhère à cet organe, mais la séparation se réalise souvent par la rétraction dans les fixateurs, ou par une dissection délicate.

Les couches de la rétine les plus proches sont a) les pieds des fibres de Müller constituant la limitante interne, b) les fibres optiques,

c) les cellules ganglionnaires etc., qui toutes ont une fonction bien déterminée. Ces considérations anatomiques rendent peu réalisable l'hypothèse de Tornatola ailleurs qu'à la région ciliaire, et, là encore, toutes les données embryologiques semblent écarter cette interprétation.

De tout ce qui précède, il ressort évidemment que nous considérons le vitré comme étant un organe dérivé du mésoderme. Son point de départ serait les vaisseaux et les éléments conjonctifs en continuité avec lui et avec le mésoderme embiant, au niveau de la fente et en avant.

L'ensemble du contenu de la vésicule optique secondaire se présente après fixation comme un réseau fibrillaire portant des noyaux peu nombreux; cette structure tend peu à peu vers celle décrite pour le vitré adulte par Haensell, Ciaccio, H. Virchow, et Retzius.

Mais le temps et les matériaux nous ont fait défaut pour entrer dans cette question si étendue et si controversée: la structure du vitré adulte. Il aurait fallu s'attacher, avec des matériaux favorables, à l'étude très détaillée des noyaux que porte le réseau et rechercher quels arguments pourrait fournir l'étude de la régénération du vitré. Nous avons donc remis cette dernière étude, avec l'intention la reprendre avec des matériaux favorables.

Considérations d'Anatomie Comparée.

Kessler avait déjà vu que le système vasculaire rétinien des mammifères se développe secondairement au système hyaloïdien. Rapprochant ce fait de ceux qu'il avait étudiés chez l'oiseau, il admit l'homologie du peigne et du système rétinien des mammifères, comme se développant tous deux secondairement aux dépens de l'artère qui accompagne le nerf optique: l'un après la régression de tout le réseau hyaloïdien, l'autre après la régression du tiers antérieur de cette artère, l'artère primordiale du peigne. Mais tout de suite se présente l'objection, que le peigne est logé intimement dans le vitré et semble même concourir à sa formation, tandis que le système rétinien naît en dehors de la membrane hyaloïdienne pour rester exclusivement rétinien. En outre l'artère qui fournit au peigne est cette branche de l'artère

ophtalmique qui a conservé la direction de l'artère primitive, le long de la fente (Mihalkovicz), tandis que les vaisseaux rétiniens naissent secondairement aux dépens des artères ciliaires (Schulze, Voll).

De nouvelles recherches, surtout celles de Müller, de H. Virchow, établirent que chez une grande partie des vertébrés inférieurs il n'existe comme vaisseaux, dans le globe oculaire, qu'une réseau de vaisseaux hyaloïdiens courant dans l'hyaloïde ou immédiatement sous celle-ci; tels beaucoup de poissons, les amphibiens anoures, les ophidiens, les chéloniens, tandis que chez d'autres se développe au contraire un ligament falciforme, ou son homologue, un peigne progressivement plus importants. Ces derniers sont certains poissons, les lacertiens, les oiseaux.

Carrière tient peu compte des modifications du système des vaisseaux hyaloïdiens dans la série, fixant surtout son attention sur le procès falciforme et le peigne. Se basant sur le fait que tous deux résultent d'une invagination du mésoderme dans la cupule optique, il les considère comme homologues. Un organe similaire ne serait pas représenté chez les mammifères, où la fente optique se ferme complètement.

„La plus grande dimension", dit Carrière, „est atteinte par le processus falciforme chez les oiseaux où il est connu depuis longtemps sous le nom de Pecten ou peigne". „Tandis que chez les poissons, le processus falciforme s'attache au cristallin. par l'intermédiaire de la Campanule, et peut agir sur le cristallin par les fibres musculaires contenues dans la Campanule et servir ainsi à l'accomodation, cette mission se perd chez les oiseaux, et le peigne, qui d'ailleurs atteint rarement le cristallin, sert simplement d'organe nutritif de l'intérieur de l'œil."

H. Virchow après la constatation que la présence de la campanule n'est pas toujours liée à celle d'un processus falciformis, semble séparer ces deux formations et rapprocher le processus falciformes des vaisseaux du vitré. Il considère dès lors que les „formations homologues dans l'espace du vitré et qu'on peut rapporter toutes à l'anse vasculaire primitive, du moins quant à leur ébauche, sont:

1° le procès falciforme des poissons;
2° les vaisseaux hyaloïdiens des poissons;
3° les vaisseaux hyaloïdiens des amphibiens anoures;
4° l'organe en forme de coin (Zapfen) des lézards, et des embryons d'ophidiens (qui ne le possèdent que dans les stades embryonnaires quand les vaisseaux hyaloïdiens ne sont pas encore développés);
5° les vaisseaux hyaloïdiens des ophidiens;
6° le peigne des oiseaux;
7° les vaisseaux hyaloïdiens des embryons des mammifères.

Se plaçant à un autre point de vue encore, Schulze, en terminant son travail sur le développement du système rétinien chez les mammifères, expose de nouveaux rapprochements comparatifs. Se rapportant surtout à des yeux d'amphibiens et de poissons adultes, il voit une analogie entre leur système des vaisseaux hyaloïdiens et certains stades embryonnaires du système rétinien des mammifères, parce que tous deux se différencient jusqu'à devenir arterioso-veineux. Pour établir l'homologie entre ces deux systèmes, il est amené à considérer les dits vasa hyaloïdea comme rétiniens et l'hyaloïde qui contient ces vaisseaux, comme partie rétinienne, c'est-à-dire la limitante interne; enfin il nie l'existence, à côté de celle-ci, d'une hyaloïde appartenant au vitré. En suivant son raisonnement il établit une balance entre deux formes de dérivés de l'artère hyaloïdienne. L'une, constituée par les vaisseaux hyaloïdiens des embryons de mammifères, et dont l'homologue le peigne serait la plus haute expression; l'autre, constituée par les vaisseaux rétiniens, soit les dits vasa hyaloïdea des batraciens et des poissons, et les vaisseaux rétiniens des mammifères, qui constitueraient un état de perfectionnement.

Faute d'injections démonstratives à preuve du contraire, il nous est impossible de rencontrer l'argument de Schulze, qui dit, pour combattre l'homologie entre les vasa hyaloïdea et les vaisseaux hyaloïdiens des mammifères que les premiers constitueraient un réseau artérioso veineux, les seconds un rete mirabile artériel.

Mais il nous semble que le développement embryologique des vasa hyaloïdea n'est pas en rapport avec l'interprétation de Schulze. Ces vaisseaux appartiennent, comme nous l'avons vu, au vitré et cela se

voit encore toujours nettement chez des têtards, au moment de l'apparition des pattes. Bien plus, on y voit la coexistence d'une limitante interne et d'une hyaloïde appartenant au vitré, et qui porte les vaisseaux en question, tout comme nous avons rencontré les deux formations chez les autres vertébrés que nous avons examinés.

Il ne nous semble pas non plus que la communauté d'origine aux dépens du mésoderme, soit un argument suffisant pour admettre l'homologie de tout ce qui naît au niveau de la fente optique, comme le conçoit Carrière.

Nous nous rapprochons plutôt de la manière de voir de H. Virchow, mais contrairement à lui, nous basant sur nos recherches, nous ne séparons pas le processus falciformis de la campanule de Haller, et ne regardons nullement le processus falciformis comme l'homologue des vaisseaux hyaloïdiens.

En effet en résumant nos résultats à ce sujet, nous voyons que chez les vertébrés inférieurs le vaisseau primitif, longeant la fente, émet bientôt des branches et forme ainsi le système des vaisseaux hyaloïdiens. Chez les poissons osseux ce réseau devient artérioso veineux, en se différenciant en même temps que les vaisseaux choroïdiens avec lesquels il est en rapport. L'artère entre sous la papille, la veine sort en avant au corps ciliaire. L'importance de ce réseau diffère beaucoup d'après les types de poissons. *Indépendamment* de ces formations vasculaires, le mésoderme développe, dans la partie antérieure de la fente, sur une étendue plus ou moins longue, un organe musculaire, physiologiquement l'analogue du muscle ciliaire; dans la série animale, dès que l'un a apparu, on ne trouve plus trace de l'autre; une accomodation en plus et en moins, remplace l'accomodation en moins seulement des poissons.

Chez les Sélaciens il n'y a plus d'appareil falciforme. Le système hyaloïdien, ébauché chez l'embryon, est destiné à la régression, en même temps la fermeture de la fente optique reporte progressivement les vaisseaux du côté des voies efférentes, c'est-à-dire en avant.

Le réseau hyaloïdien de la grenouille est persistant; au début les vaisseaux ont le trajet régulier d'arrière en avant, mais comme chez les Sélaciens, la fermeture de la fente refoule l'artère, d'où artère et

veine sont en avant. Cette disposition serait d'après H. Virchow celle des Ganoïdes osseux. Nous avons vu de même que chez les Murœnides embryonnaires la disposition générale existe au début, mais que plus tard après la differenciation des vaisseaux, ils seraient parmi les rares poissons dont la veine sort du bulbe à côté de l'artère.

Chez les Sauropsides, le vaisseau principal courant dans la fente optique, l'homologue de celui décrit chez les Poissons et les Batraciens, ne donne pas de branches collatérales, mais à mesure que la communication antérieure, au bas du cercle ciliaire, se ferme, il acquiert de nouveaux rapports veineux avec les vaisseaux choroïdiens en voie de différenciation; cet ensemble secondaire peut se développer en replis multiples et devenir très volumineux comme chez les oiseaux.

Complétons ces rapprochements en cherchant une transition dans le fait que H. Virchow a signalé chez Coronella lœvis, un ophidien: Le bourgeon vasculaire, qui chez les Sauriens devient le peigne, s'arrête très tôt dans son évolution, tandis qu'un système de vaisseaux hyaloïdiens poursuit son développement.

Enfin chez les Mammifères, où la fente se ferme très vite, le système hyaloïdien reparait dans les stades embryonnaires avec sa première forme: entrée de l'artère sous la papille, sortie de la voie efférente en avant et en bas, mais ici la voie efférente devient bien vite plus abondante, la communication antérieure bien plus large, puisqu'elle se fait tout au pourtour du cristallin. Cette disposition embryonnaire est transitoire et disparaît devant le développement secondaire du système de vaisseaux rétiniens, aux dépens de la membrane vasculaire.

Les différentes formes du système hyaloïdien, réseau hyaloïdien des vertébrés inférieurs, peigne et vaisseaux hyaloïdiens des embryons de Mammifères sont donc homologues. Quelle est la forme la plus ancienne il serait difficile de le déterminer avec les matériaux actuels.

Quant à la membrane vasculaire, l'origine des vaisseaux *rétiniens*, elle naît en dehors du vitré et est réservée exclusivement à la rétine: elle ne fait son apparition que chez les Mammifères, c'est une forme nouvelle de perfectionnement. Du reste, comme le montre le travail de Schulze, ce nouveau système est encore rudimentaire chez les Edentés.

les Rongeurs, même chez le cheval, et n'atteint toute son ampleur que sur les échelons supérieurs de l'échelle des Mammifères.

La disposition de l'artère primitive entrant sous la papille et sortant en avant ou avec la modification d'une voie efférente acquise secondairement, semble donc être la disposition à laquelle tous les types se laissent ramener.

A ce titre seraient homologues:

a) le système hyaloïdien plus ou moins étendu des poissons osseux;
b) la pelotte vasculaire ou la crète décrite dans l'œil des embryons de Sélaciens;
c) le système hyaloïdien des Batraciens et des Ophidiens adultes;
d) les formes du peigne chez les Sauropsides (moins les Ophidiens);
e) le système hyaloïdien des embryons de Mammifères.

Zonule de Zinn.

Reprenons les données fournies par les chapitres précédents. De la façon la plus constante l'ébauche du vitré est, dès le début de son apparition, en continuité avec le mésoderme périoculaire au pourtour du cristallin.

La chambre antérieure formée, les rapports subsistent toujours. Entretemps le vitré est devenu légèrement plus abondant et l'hyaloïde s'est constituée. C'est elle que l'on peut poursuivre sur le rebord de la cupule, où elle va se mettre en rapport avec le stroma conjonctif irien.

Le cristallin grandit. A la région ciliaire se montrent les premières saillies, elles viennent s'appliquer intimement sur le cristallin, comme l'indiquent les empreintes qu'y laisse cet organe, toujours un peu déplacé dans les préparations. La continuité mésodermique que nous venons de décrire est réduite à la mince lamelle de l'hyaloïde chez les poissons, la grenouille, les oiseaux (ici les communications mésodermiques sont au contraire larges au niveau de la fente); chez les mammifères est interposée en plus la tunique vasculaire du cristallin (ici ces rapports sont les seuls que le mésoderme intraoculaire possède avec le même tissu périoculaire, la fente optique se fermant tôt et vite).

Poissons. Chez les *Poissons*, l'œil grandissant, la contiguité du cristallin et du corps ciliaire ne subsiste pas; les communications

mésodermiques antérieures, si réduites, finissent par se perdre peu à peu, tandis que dans le vitré on voit apparaitre — vers ce temps la différenciation débute dans l'ébauche de l'appareil falciforme — des fibres plus condensées dirigées dans certaines directions. Les unes vont de la base de l'organe musculaire vers le cristallin; les autres vont vers le pôle postérieur de l'œil; d'autres encore vers la papille du nerf optique; enfin des fibres relient l'hyaloïde de la région ciliaire au cristallin; elles sont plus fortes du côte supérieur de l'œil, c'est ce qu'on a appelé „le ligamentum quadratum". Les fibres les plus antérieures courent à la surface de l'hyaloïde. A mesure que le développement progresse, ces fibres deviennent plus denses; ce n'est que chez des poissons adultes et grands que quelques-unes semblent devenues libres. Ce sont ces fibres antérieures que l'on peut rapprocher de la Zonule de Zinn des vertébrés supérieurs et interpréter comme son homologue.

Chez les embryons de *Sélaciens*, par exemple Mustelus lœvis, les rapports antérieurs du début existent encore chez l'embryon de 27 à 30 mm, mais disparaissent peu après. On ne les retrouve plus chez l'embryon de 52 mm; le corps ciliaire s'est écarté du cristallin. Le réseau du vitré montre également des fibres condensées allant de la périphérie de la partie ciliaire vers le cristallin. Les plus antérieures partent de l'hyaloïde et restent toujours logées dans cette membrane entre leurs deux points d'insertion.

Cette disposition s'accuse davantage par le développement; ce sont ces fibres que l'on observe, quand on enlève la cornée et l'iris chez le Mustelus lœvis adulte; autour du cristallin, on les voit, en saillie sur l'hyaloïde mais inséparables d'elles, disposées en rayonnant du cristallin vers la région ciliaire.

Grenouille. Chez la *Grenouille* le début de la Zonule s'observe chez des têtards développés, mais encore avant l'apparition des pattes.

On voit nettement que les fibrilles du vitré et en particulier celles qui se rendent au cristallin prennent leur origine sur l'hyaloïde.

Chez le *têtard* où les pattes sont en voie de développement, la direction des fibres se précise, et quand enfin la queue a à peu près disparu, on trouve une Zonule de Zinn partant de la partie de l'hyaloïde qui recouvre les procès ciliaires. Ces embryons, relativement

âgés, étant conservés au formol à 5%, présentent malheureusement un vitré trop imparfaitement fixé, pour qu'on puisse étudier les rapports intimes de celui-ci avec la Zonule mais nous pourrions invoquer une planche du travail de Retzius pour compléter nos données: elle montre que chez une grenouille adulte le vitré se limite aux fibres les plus postérieures de la Zonule de Zinn.

Lézard. Chez le *Lézard* de 7 mm le réseau mésodermique intraoculaire, avec ses nombreux noyaux, est en continuité autour du cristallin avec le tissu mésoblastique périoculaire. A 19 mm cette disposition persiste, sous forme d'une mince lamelle interposée entre la rétine ciliaire et le cristallin devenu très grand. Dans le vitré on voit déjà des fibrilles aller de l'hyaloïde de la région ciliaire vers la face postérieure du cristallin, mais elles ne sont ni denses ni libres. Chez le lézard, immédiatement avant la naissance, le corps ciliaire présente une ou deux saillies concentriques dont les sommets sont appliqués sur le cristallin. Dans les creux et postérieurement on voit des fibres relativement épaisses se diriger de la périphérie vers le cristallin, mais on ne peut guère voir se délimiter le vitré. Nos préparations de l'œil de lézard adulte sont insuffisantes, quant à la conservation des rapports, pour compléter nos résultats, mais on trouve des données précises sur la disposition de la zone ciliaire dans les travaux de Beer et de Kopsch.

Oiseaux. Chez le *moineau*, dès les premiers stades (quand la paroi proximale de la vésicule cristallinienne commence à s'épaissir) on voit les fines fibrilles qui constituent l'ébauche du vitré présenter les rapports antérieurs que l'on retrouve chez les divers animaux.

A ce moment la chambre antérieure commence à se former; la continuité du mésoderme périoculaire avec le réseau du vitré persiste. Peu à peu ces ébauches se précisent. Chez l'embryon, où le corps ciliaire se forme, on voit manifestement que les filaments, qui partent de ce niveau pour se rendre sur la face postérieure du cristallin, ont leur insertion sur l'hyaloïde (parfois décollée de la rétine) et appartiennent au vitré. Ici se termine notre série d'embryons de moineaux. Nos préparations d'embryons du pigeon ne dépassent pas non plus ce stade, mais corroborent jusqu'ici les résultats précédents.

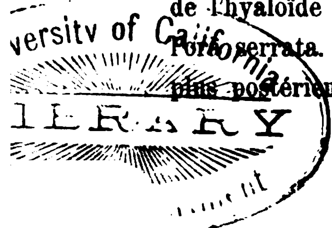
Chez le *Poulet* nous retrouvons les mêmes images que plus haut elles correspondent à 5—7 jours d'incubation.

Au 8me jour, le corps ciliaire se forme; de nouveau identité d'images. Le stade du 13me jour est extrêmement intéressant. L'hyaloïde se poursuit jusque dans le fond des cryptes, y porte quelques noyaux cellulaires; en rapport avec elle on trouve tout un réseau de filaments anastomosés, avec de rares noyaux, qui se condensent vers les sommets et se dirigent vers le cristallin: ce sont les premières fibres équatoriales de la Zonule (fig. 31). Les filaments périphériques du vitré, à partir de l'ora serrata, sont à peu près exclusivement dirigés vers la zone marginale du cristallin.

Enfin chez l'embryon de dix-sept jours et demi, l'hyaloïde commence à porter moins de noyaux. Depuis l'ora serrata les fibrilles sont dirigées vers le cristallin et les plus antérieures sont plus fortes, plus régulières et plus espacées. Mais ici, comme chez la grenouille, la limite respective du vitré et de la région zonulaire est moins nette que chez les vertébrés supérieurs. A l'équateur du cristallin, il y a toujours contiguité entre cet organe et les sommets du corps ciliaire, ce rapport persiste d'ailleurs chez les oiseaux; enfin, en avant de l'équateur du cristallin, on trouve une région zonulaire étroite avec des fibres courtes.

Mammifères. Chez le *veau* de 13 cm de longueur nuccale, le corps ciliaire forme un bourrelet, mais présente peu de saillies. On voit se diriger, vers l'équateur et la face postérieure du cristallin, des fibrilles venant du vitré et de l'hyaloïde. Déjà chez le veau de 20 cm il y a des procès ciliaires à sommets et à cryptes; nous retrouvons une image absolument analogue à celle que nous venons de dérire chez le poulet de 13 jours (toutefois le stade est un peu moins avancé).

Le *lapin nouveau-né* donne également des figures démonstratives, on peut poursuivre l'hyaloïde avec ses noyaux sur les procès ciliaires; les fibres encore ténues de la Zonule de Zinn naissent de cette partie de l'hyaloïde et de toute la zone périphérique du vitré au niveau de l'ora serrata. La masse du vitré se limite aux fibres zonulaires les plus postérieures.



Enfin chez *l'Embryon humain* on trouve le corps ciliaire en voie de formation à 4 mois et demi; c'est un bourrelet principal, où débutent secondairement des replis. Dans toute la couche périphérique du vitré, depuis le commencement de l'ora serrata, les fibres du vitré se dirigent presque exclusivement vers la zone équatoriale du cristallin; les fibres les plus périphériques et aussi celles qui se trouvent au niveau du corps ciliaire sont les plus épaisses. Le bourrelet principal est à ce moment encore toujours en contact avec le cristallin. Entre les deux organes on peut poursuivre le vitré d'ordinaire y représenté par l'hyaloïde seulement. En avant de l'équateur du cristallin le vitré forme un renflement, signalé par Garnier, et là aussi quelques fibres plus denses se dessinent.

Remarquons que, dans toute sa région antérieure, l'hyaloïde contient plus de noyaux que sur le reste de son étendue.

A *sept mois et demi*, la contiguité entre le cristallin et le corps ciliaire existe toujours. En avant de l'équateur cristallinien on voit des fibres assez nombreuses, portant encore parfois des noyaux; en arrière, au contraire, toute la région zonulaire est occupée par une masse assez compacte de fibres grêles rapprochées, allant de l'hyaloïde vers le cristallin, et, généralement, dépourvues de noyaux. Les fibres qui viennent de l'ora serrata ne sont guère plus épaisses que les autres fibres du réseau du vitré, mais leur direction est précise.

Chez *le nouveau-né*, on trouve le développement de ces organes à peu près complet: La distance du cercle ciliaire au cristallin est déjà grande; au niveau de l'ora serrata les fibres déjà plus denses occupent une situation très périphérique. Les plus antérieures sont dégagées du vitré, qui commence à se délimiter derrière elles d'une façon franche.

Chez un *enfant de deux ans*, plus aucune fibre zonulaire ne se trouve dans la masse du vitré; celle-ci se limite aux plus postérieures d'entre elles, mais on peut poursuivre l'hyaloïde, avec les quelques noyaux qu'elle porte à ce niveau, sur les procès ciliaires presque jusqu'à la naissance de l'iris, en suivant l'insertion des fibres zonulaires, jusqu'aux plus antérieures. — Les fibres équatoriales sont les plus fortes; les postérieures sont de plus en plus obliques, naissent à l'ora serrata et

longent d'abord celle-ci en suivant sa courbe; elles portent à ce niveau quelques noyaux tout comme l'hyaloïde au dessus d'elles.

Moins elles sont périphériques, moins elles sont différenciées; les plus internes n'ont presque pas abandonné l'aspect des fibres du vitré. Par leur accolement, leur fusion, elles constituent cette couche qu'est la limite antérieure du vitré et qu'on a souvent improprement appelée membrane, soit qu'on la considérât comme la partie antérieure de l'hyaloïde, soit qui l'on admît qu'elle résultait de la division de l'hyaloïde en deux lames enveloppant le cristallin.

La grande ressemblance, l'identité parfois des figures obtenues dans les groupes les plus différents permettent, nous semble-t-il de synthétiser toutes ces données: elles se corroborent et se complètent mutuellement pour donner des conclusions générales.

C'est à la fois l'hyaloïde et le vitré qui donnent naissance aux fibres de la Zonule de Zinn. A aucun stade, là où la coupe a porté perpendiculairement aux surfaces du corps ciliaire, on ne voit les fibres dépasser l'hyaloïde; quand au contraire la section passe obliquement, les images que l'on obtient prêtent à des illusions et sont souvent sources d'erreurs.

En suivant le développement de la Zonule, nous arrivons à peu près à la même interprétation de cet organe que Retzius.

Cet auteur s'est adressé surtout aux animaux adultes et donne des descriptions très précises; il dit peu des stades embryologiques:

„Dans le vitré remplissant l'espace entre le corps ciliaire et le cristallin naît un système de fibres tenues, que se tendent entre ces parties. Elles sont au début très fines, rapprochées, et s'attachent souvent aux vaisseaux. Peu à peu le vitré proprement dit se sépare de la partie antérieure qui forme sur une coupe l'espace triangulaire de Petit. Ce qui reste à cet endroit du vitré se résorbe, ainsi que les vaisseaux; seules les fibres persistent."

Cette résorption du vitré ne me semble pas se lire dans les préparations; il nous semble plus conforme aux images que l'on obtient, de concevoir que les fibres se forment et acquièrent leur volume par la condensation de cette partie du vitré. Chez l'enfant de deux ans, la disposition est absolument celle de l'adulte. Mais le nombre des

fibres diminue légèrement avec l'âge du sujet, tandis que leur épaisseur augmente: le processus de leur formation continue encore durant la vie extrautérine. Retzius n'avait pas admis la participation de l'hyaloïde à fournir des éléments formateurs. Nous penchons vers l'opinion opposée car à la région ciliaire l'hyaloïde des yeux en voie de développement porte de nombreux noyaux. Toutefois nous devons reconnaître ne pas avoir rencontré de noyaux en mitose.

Nous n'avons pu nous convaincre de l'existence d'une membrane péricapsulaire du cristallin, décrite par Retzius et par l'intermédiaire de laquelle les fibres zonulaires s'attacheraient à cet organe. Nous acceptons donc plutôt les déscriptions antérieures, où il est dit que les fibres de la Zonule s'inserrent suivant des directions linéaires radiaires sur la capsule cristallinienne, sans intermédiaire aucun; nous avons vu d'ailleurs que ces adhérences existent plus diffuses, moins condensées, dès les premiers stades embryologiques.

La Chambre Antérieure et la Membrane Pupillaire.

La première apparition du mésoderme entre le cristallin et l'ectoderme se fait sous forme d'une fine lamelle amorphe. Elle se retrouve. ainsi que nous l'avons vu, chez tous les animaux que nous avons examinés.

Kessler l'avait signalée chez le triton et chez les oiseaux, mais l'avait attribuée à une secrétion de l'ectoderme. Kölliker, en la décrivant chez les mammifères, indique ses rapports avec le mésoderme périoculaire et l'y rattache. C'est également dans ce sens que l'interprête Hoffmann en la retrouvant chez les poissons osseux. Pour lui, cette formation serait précédée par de fines cellules plates: „dans des stades un peu plus avancés on remarque une très mince couche homogène de substance dont se sont entourées les cellules extrêmement plates qui jusque maintenant encore constituent la cornée. Elle est bien la substance fondamentale de la cornée; une nouvelle couche cellulaire, née probablement par prolifération de la première, est suivie d'une seconde couche homogène et ainsi de suite.“ Sans nous prononcer sur cette manière de voir, n'ayant pas pu suivre ce phénomène, nous constaterons que nous n'avons pu observer ces

cellules, qui précéderaient la lame amorphe, mais que la substitution d'éléments cellulaires à cette première formation est très rapide.

Nous ne sommes pas non plus complètement d'accord avec Hoffmann quand il dit: „que les cellules mésodermiques autour de l'ébauche oculaire commencent à se grouper en 2 lames immédiatement juxtaposées; l'une d'elles dirigée médialement s'arrête au bord de la cupule optique et constitue l'origine de l'iris et de la choroïde, celle dirigée latéralement envahit progressivement toute la partie antérieur, c'est l'ébauche de la cornée et de la sclérotique. — Puis les feuillets s'écartent et forment le début de la chambre antérieure."

Chez le poissons la chambre antérieure se constitue d'une façon plus précoce que ne semble l'admettre cet auteur.

Dès ses premiers débuts la différenciation du tissu mésodermique périoculaire en choroïde et sclérotique s'étend à ce même tissu au devant du cristallin. Là, la partie qui correspond à la choroïde prend la forme d'un tissu lâche, peu abondant; celle en prolongement de l'ébauche de la sclérotique est plus dense. Presque en même temps ces tissus s'écartent en totalité du cristallin pour constituer la chambre antérieure, ne laissant que quelques éléments à la périphérie pour former le stroma irien; la partie de ce tissu que correspond à la pupille est entièrement entrainée du côté distal. La différenciation se poursuit; les éléments en continuité avec la choroïde ébauchent bientôt l'endothélium de la membrane de Descemet.

Mais ces deux couches ne constituent pas seules la cornée. Entre l'ectoderme et la couche en continuité avec la sclérotique existe dès le début de la différenciation une lame mésodermique immédiatement sous-jacente à l'ectoderme. Cette même lame est celle qui suit l'ectoderme dans toute son étendue et représente l'ébauche du derme.

Ces parties constituantes de la cornée sont exceptionnellement nettes chez les poissons embryonnaires, et même chez nombre de poissons adultes. On les retrouve plus difficilement chez les vertébrés plus élevés dans la série, et chez l'homme. Mais divers auteurs ont admis leur existence et d'ailleurs des phénomènes de localisations pathologiques viennent parfois les révéler.

Ici donc la chambre antérieure ne naît pas par clivage, comme chez des vertébrés plus élevés dans la série, mais par écartement total du mésoderme précristallinien.

Nous avons vu que le mésoderme intraoculaire, dès son apparition, alors qu'il est encore sous la forme de lame amorphe, est en rapport avec le même tissu périoculaire, en avant et au pourtour du cristallin. Il conserve cette continuité, encore longtemps après que la chambre antérieure s'est formée et elle persiste au niveau du stroma irien, après avoir contourné le rebord pupillaire; nous la suivrons au chapitre de la Zonule de Zinn.

Chez la grenouille, au cinquième jour, la partie de l'ectoderme destinée à devenir l'épithélium cornéen perd progressivement sa pigmentation. Devant le cristallin, des éléments cellulaires, disposés encore en une rangée unique, ont suivi la première apparition du mésoderme et se portent tout à fait distalement. La chambre antérieure se forme ici encore par écartement.

Chez le Poulet, nous retrouvons la couche amorphe décrite par Kessler et comme le montre la fig. 26 elle est en rapport avec l'ébauche du vitré.

Vers le cinquième jour ce mésoderme, enrichi d'éléments cellulaires, subit un véritable clivage, bien que sa plus grande masse se porte du côté distal.

Au huitième jour les cellules conjonctives qui limitent l'espace de clivage, l'espace de la chambre antérieure, se sont différenciées en éléments endothéliaux. Ils recouvrent d'une part la masse mésodermique antérieure sous la forme d'endothélium de Descemet, d'autre part, c'est un endothélium analogue qui représente à peu près à lui seul le tissu laissé du côté proximal par le clivage.

Cet endothélium précristallinien n'est pas destiné à persister. Il disparaît lors de la formation de l'iris. Ce détail de la formation de la chambre antérieure n'est pas signalé, ni dessiné par Kessler. Pourtant nous le retrouvons chez le pigeon et le moineau, et d'une façon encore plus évidente chez un sauropside inférieur: Lacerta muralis.

Cette lame endothéliale, née lors du clivage et disparaissant lors de l'apparition de l'iris, répond, nous semble-t-il, à la membrane irido-

pupillaire, avec cette différence qu'ici, par une autre distribution vasculaire, cette membrane ne porte pas de vaisseaux.

C'est chez les mammifères que cette membrane acquiert son plus grand développement.

Cette lame conjonctive, en continuité avec la choroïde, s'étend devant la face antérieure du cristallin, elle porte des vaisseaux qui, au pourtour de la lentille, s'anastomosent avec les vaisseaux venant de la face postérieure de cet organe et contribuent à former la tunique vasculaire du cristallin.

Ce grand développement est encore marqué par le dégré élevé de différenciation de certains éléments qui la constituent. Ainsi chez le veau de 9, 11, 13 cm (longueur nuccale) — où l'iris commence à apparaître, la membrane irido-pupillaire contient des fibres hyalines conjonctives, un peu analogues d'aspect à celles de la Zonule de Zinn développée.

Dans l'évolution de l'iris par la progression de la pars iridica retinæ, Jeannulatos attribue le stroma irien à la prolifération de la membrane irido-pupillaire, comme Kölliker l'avait déjà admis jadis.

Les images que l'on obtient chez le lapin et le cobaye permettent en effet cette interprétation, mais nous avons trouvé des données bien plus précises dans nos préparations d'embryons de veau de 9 et 13 cm. qui présentent la particularité individuelle d'être très pigmentés. C'est au niveau de la région ciliaire qu'on voit apparaître les premières cellules pigmentaires choroïdiennes, et c'est le même tissu renfermant les mêmes éléments pigmentaires, qui, en proliférant, constitue le stroma irien. Donc, au lieu de dire, comme Jeannulatos, qu'entre ce stroma et la choroïde il y a ressemblance et pas descendance, nous concluons, qu'à ce stade du moins, il y a ressemblance, du fait même de la descendance directe.

Revenons à la membrane irido-pupillaire des mammifères. L'iris, au moment de sa formation est séparée du cristallin, comme le corps ciliaire d'ailleurs, par la tunique vasculaire de cet organe qui viennent rejoindre sur le rebord de la cupule optique, les vaisseaux de la choroïde.

L'iris en s'avançant dissèque cette couche vasculaire antérieure en ses composantes, la tunique vasculaire du cristallin, la lame irido-pupil-

laire; elle refoule leurs anastomoses progressivement vers le centre, à mesure que la pupille devient plus petite.

La partie périphérique de la lame irido-pupillaire vient donc à se trouver à la face externe du stroma irien, dont elle ne se reconnaît bientôt plus. Il est probable que dans la suite les vaisseaux qui la formaient s'oblitèrent peu à peu et entrent en regression puisque c'est le sort de tout ce système vasculaire embryonnaire.

La partie pupillaire est au contraire encore à l'état de membrane et en rapport avec la tunique du cristallin par de nombreuses anastomoses. C'est la membrane pupillaire. Elle n'a non plus qu'une existence éphémère, on sait qu'elle entre en régression dès $6\,^1/_2$ mois chez le fœtus humain et l'étude des réliquats qu'elle laisse exceptionnellement a été le sujet de travaux intéressants (van Duyse, Wicherkievicz).

Conclusions.

1. La capsule cristallinienne, à laquelle on a parfois attribué une origine mésoblastique, est un produit de l'activité cellulaire des éléments cristalliniens, ectodermiques, ainsi que le montre l'embryologie, et surtout la régénération de cette capsule.
2. La membrane hyaloïdienne ou membrane limite du vitré est comme le vitré lui-même, d'origine mésodermique et au même titre que lui. Elle naît simultanément ou ne se voit que peu après l'ébauche du vitré (sélaciens, sauropsides). Constituée progressivement comme il est dit dans le texte, elle est nettement distincte de la limitante interne. Celle-ci existe chez tous les vertébrés, elle est formée par le pied des fibres de Müller et n'apparaît qu'après la différenciation rétinienne.
3. La Zonule de Zinn est formée par les parties antérieures du vitré et de l'hyaloïde, à la suite d'une différenciation, d'une condensation.
4. Les systèmes vasculaires intraoculaires, dont les formes sont assez différentes, partent tous d'une même ébauche: le vaisseau primitif qui court au niveau de la fente. Ils ont pour disposition typique un réseau dont l'artère afférente pénètre sous la papille, et dont la ou les veines efférentes sortent à la région

ciliaire (poissons osseux, sauropsides, mammifères); parfois la fermeture de la fente refoule aussi l'entrée de l'artère vers l'avant (sélaciens, batraciens).

5. Dès lors sont homologues, les dispositions adultes suivantes.
   a) le système des vaisseaux hyaloïdiens (d'importance très variable) des poissons osseux;
   b) la crête vasculaire au niveau de la fente chez les sélaciens embryonnaires;
   c) les vaisseaux hyaloïdiens des batraciens et des ophidiens adultes;
   d) le peigne de l'œil des sauropsides (autres que les ophidiens):
   e) le système hyaloïdien des mammifères embryonnaires.
6. Le peigne de l'œil des sauropsides, est, dans sa forme simple. (Lézard) constitué par l'apparition d'une nouvelle voie efférente choroïdienne qui a pour conséquence l'atrophie de la voie efférente primitive non différenciée.
7. Dans l'œil des poissons osseux naît du mésoderme au niveau de la fente optique, secondairement au système vasculaire, et indépendamment de lui, un organe falciforme d'importance et de longueur très variable. C'est un organe musculaire, accomodateur, analogue physiologique des muscles ciliaires et dont on ne retrouve plus trace dans la série après l'apparition des muscles ciliaires; ces derniers constituant un perfectionnement par rapport à lui.
8. La continuité de mésoblaste du vitré avec celui de la future chambre antérieure existe chez tous les vertébrés embryonnaires.

   Chez les poissons et chez la grenouille l'espace de la chambre antérieure se produit par le fait que le mésoderme péricristallinien s'écarte du cristallin pour former la cornée. Il ne reste par de cellules du côté du cristallin; les derniers rapports de continuité avec le vitré cèdent devant le développement de l'iris.

   Chez le lézard et les oiseaux, la chambre antérieure se forme par le même phénomène de clivage qui avait été décrit chez les mammifères. La majeure partie du tissu mésodermique

se porte en avant pour former la cornée. Il ne reste du côté du cristallin qu'un endothélium, dont l'existence est courte et qui disparait en même temps que la continuité de l'ébauche du vitré avec le tissu périoculaire.

Chez les mammifères le clivage est typique; au lieu d'un endothélium il reste du côté du cristallin une membrane richement vascularisée anastomosée avec la tunique vasculaire du cristallin. La progression de l'iris dissèque cette lame en tunique vasculaire du cristallin est en lame iridopupillaire; elle refoule les anastomoses vers le centre, vers la pupille où elles persistent un certain temps comme *membrane pupillaire* et se résorbent plus tard.

9. Le stroma irien naît, non aux dépens de la lame irido-pupillaire, mais par prolifération du tissu choroïdien.

Décembre 1900.

Ayant pu reprendre ce sujet avec de nouveaux matériaux, nous nous proposons de faire suivre ce travail de nouvelles recherches sur des embryons d'autres poissons, d'autres amphibiens, ainsi que sur des embryons d'ophidiens.

Mai 1901.

Explication des figures.

Sauf indication contraire les pièces ont été fixées au sublimé acétique.

Le grossissement indiqué est celui qui a servi pour le tracé des dessins à la chambre claire de Zeiss. Les détails sont dessinés tels qu'ils sont vus à l'immersion homogène $^1/_{12}$ de Leitz.

Les vaisseaux sanguins sont dessinés en noir foncé.

Planche 1.

Fig. 1. *Lepadogaster Candolii:* stade très jeune dans l'œuf. DD × 4. Ébauche pleine de la rétine et du cristallin.

Fig. 2. *Rhombus Maximus:* œuf d'environ 3 jours. DD × 4. Le vaisseau primitif et la fente optique.

Fig. 3. *Lepadogaster Candolii:* œuf non encore éclos: coupe frontale horizontale. DD × 4. Première apparition du mésoderme.

Fig. 4. Pristiurus 16 mm: A × 4. Coupe frontale. Premières cellules mésodermiques.

Fig. 5. Torpedo ocellata 10 mm: A × 4. Coupe frontale horizontale.

Fig. 6. Siphonostama typhle: embryon peu avant sa sortie de la poche incubatrice. A × 4. Vitré plus développé — Hyaloïde et vaisseaux, inférieurement reste antérieur de la fente optique.

Fig. 7. Clupeus sprattus: animal de 8 mm — A × 2. Vitré développé.

Fig. 8. Gobius minutus: adulte, attache irienne de l'organe falciforme. A × 4.

Fig. 9. Gasterosteus maritimus adulte: organe falciforme libre de l'hyaloïde.

Fig. 10. Siphonostoma typhle: embryon (v. texte p. 16). A × 4. Coupes frontales horizontales commençant par le haut:

1. (coupe 20): passant immédiatement sous le nerf optique et l'entrée de l'artère;
2. (coupe 31): la fente optique est fermée;
3. (coupe 35): début de l'organe falciforme dans le reste antérieur de la fente;
4. (coupe 40): l'organe falciforme dans le reste antérieur de la fente;
5. (coupe 44): extrémité antéro-inférieure de la fente.

Fig. 11. Mustelus lœvis: 18 mm. A × 2. Rapports mésodermiques antérieurs.

Fig. 12. Mustelus lœvis: 45 mm. A × 2. Rapports mésodermiques antérieurs.

Fig. 13. Siphonostoma typhle: embryon un peu plus âgé que celui de la fig. 10. D × 2. Rapports antérieurs du mésoderme.

Fig. 14. Crenilabrus melops: animal jeune de 3 cm. A × 2.

Planche II.

Fig. 15. Crenilabrus melops: 27 cm. L'œil enuclée a été fixé pendant un jour dans la formaline à 8 °/₀ il a été ouvert par le segment antérieur. Celui-ci enlevé, le vitré et le cristallin ont été extraits dans leur ensemble. Les vaisseaux se voyent très distinctement sur le vitré clair. La masse du vitré en s'affaissant a entrainé et distendu le cercle veineux antérieur.

A. × × ×: organe falciforme; campanule de Haller (la courbe correspondant à son insertion choroïdienne).
×: organe falciforme: son attache irienne.
× ×: organe falciforme: procès falciforme.
•: organe falciforme: tendon allant à la face postérieure du cristallin.

B. Vue postérieure. E entrée de l'artère.

Fig. 16. Têtard au sortir de sa coque gélatineuse, Hermann, safranine, vert de lumière. Coupes frontales horizontales. DD × 2. 1. 2. 3. 4. de bas en haut. Trajet des vaisseaux sanguins avec leurs grands globules rouges — grains de pigment dans le feuillet interne de la rétine.

Fig. 17. Têtard même stade. Coupes sagittales. DD × 2.

Fig. 18. Têtard: 25 heures plus tard. DD × 2 (antérieurement la fente optique).

Planche III.

Fig. 19_1. Têtard de 10 jours. A × 4. La fente optique est fermée — apparition de l'hyaloïde.

Fig. 19_2. Têtard de 10 jours partie de la coupe suivante, pour compléter la fig. 19_1: entrée des vaisseaux par le reste antérieur de la fente.

Fig. 20. Têtard: peu avant l'apparition des pattes postérieures. A × 4. Coupe sagittale. A × 4. Le vitré, l'hyaloïde, les vaisseaux.

Fig. 21. Grenouille au stade de la disparition du dernier reste de la queue — Formaline 6 °/₀. Hématoxyline, v. Gieson. Coupe sagittale. A × 4. Le vitré, l'hyaloïde, les fibres zonulaires.

Fig. 22. Lacerta Muralis. Sublimé. L'artère primitive et l'ébauche du peigne. Embryon de 20 mm. Coupe frontale oblique. A × 2.

Fig. 23. Lacerta Muralis. Id.: coupe suivante.

Fig. 24. Lacerta Muralis. Embryon de 20 mm. Coupe sagittale.

Fig. 25. Lacerta Muralis. Embryon au moment de la naissance.

Fig. 26_1. Embryon de poulet de 4 jours. Hermann, Safranine. DD × 2. — Rapports du mésoderme.

Fig. 26_2. même série: quelques coupes plus loins.

Fig. 27. Embryon de poulet de 7 jours. Sublimé Tornatola. Coupe frontale horizontale. A × 4. L'artère primitive et le mésoderme au niveau de la fente.

Fig. 28. Embryon de poulet de 8 jours. Hermann, safranine. Hartnack, 2 × 3. Rapports antérieurs du mésoderme et l'endothélium signalé dans le texte à la page 55.

Planche IV.

Fig. 29. Embryon de poulet de 13 jours. Hermann, safranine. Début de la formation de l'iris. Le vitré est rétracté par la fixation.

Fig. 30. Embryon de poulet de 8 jours. Hermann, safranine, vert de lumière. Coupe sagittale. Ébauche du peigne à côté de l'artère primitive. Rapports de l'hyaloïde et du peigne.

Fig. 31. Embryon de poulet de 13 jours. Hermann, safranine. Une partie du corps ciliaire. Immers. homogène Leitz $^1/_{18}$. $\times$ 2. Nombreux éléments mésodermiques en rapports avec les fibres vitréennes et l'hyaloïde.

Fig. 32. Moineau adulte. La sclérotique a été enlevée avant la fixation à l'Hermann. — Safranine, vert de lumière. Coupe frontale horizontale. Hyaloïde et Zonule. A $\times$ 2.

Fig. 33. Embryon de cobaye lg. 40 mm. Hermann, safranine, vert de lumière. A $\times$ 2. Coupe frontale verticale passant par le tiers antérieur de la pupille. — Hyaloïde.

Fig. 34. Embryon de lapin. 12 mm. lg. nuccale. Hermann, safranine, vert de lumière. A $\times$ 2. Le mésoderme et l'ébauche de l'hyaloïde en rapport avec l'artère centrale.

Fig. 35. Embryon de vache. Lg. 13 cm. Formation de la Zonule et du stroma irien. A $\times$ 2. Développement de la Zonule de Zinn chez l'homme.

Fig. 36. Lapin nouveau-né. Zonule de Zinn. A $\times$ 2. Noyaux cellulaires à ce niveau.

Planche V.

Fig. 37. Enfant nouveau-né. Fixé 2 hs. p. m. Hermann, safranine. DD $\times$ 2. Coexistence de l'hyaloïde et de la limitante interne. Entre les deux, globules et exsudat artificiels.

Fig. 38. Fœtus de $4^1/_2$ mois. Sublimé acétique. Celloïdine, Carmin aluné, vert de lumière. Hartnack. 2 $\times$ 1.

Fig. 39. Fœtus de $6^1/_2$ mois.

Fig. 40. Enfant nouveau-né.

Bibliographie.

Aeby, Der Canalis Petiti und die Zonula Zinnii beim Menschen und den Wirbeltieren. Arch. f. Ophthalmol. 1882. Bd. XXVIII.

Agababow, Untersuchungen über die Natur der Zonula Ciliaris. Arch. f. mikr. Anat. 1897. Bd. L.

Angelucci, Ueber Entwickelung und Bau des Uvealtractus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX.

Arnold, in Graefe und Saemisch, Augenheilkunde. 1874. Bd. I.

Babuchin, Beiträge zur Entwickelung des Auges. Naturwissensch. Zeitschr. Würzburg 1863. Bd. IV.

Balfour, Traité d'Embryologie. Trad. franç. 1895.

Beer, 5 mémoires sur l'accomodation dans la série. Pflügers Arch. 1893. 94. 97. 98.

Berger, Beiträge zur Anatomie des Sehorgans der Fische. Morph. Jahrbuch. 1883. Bd. VIII.

— Beiträge zur Anatomie der Zonula Zinnii. Arch. f. Ophthalmol. 1882. Bd. XXVIII.

Bergmeister, Beiträge zur vergleichenden Embryologie des Coloboms. Sitzungsberichte der Wiener Acad. 1875. Bd. LXXI. 3. Abt.

Brachet et Benoit, Sur la régénération du cristallin chez les amphibiens urodèles. Bibliogr. anat. 1900.

Carrière, Die Sehorgane der Tiere vergl. anat. dargestellt. München 1885.

Ciaccio, Beobachtung über den inneren Bau des Glaskörpers im Auge des Menschen und der Wirbeltiere. Moleschotts Untersuch. 1870. Bd. X.

Claeys, G., De la région ciliaire de la rétine et de la Zonule de Zinn. Arch. de Biol. 1888.

Czermak, Zur Zonulafrage. Arch. f. Ophthalmol. 1885. Bd. XXXI.

Dean, The early development of Amia Calva. Quart. Journ. of micr. Science et Zoologie. Jahresber. 1896.

Denissenko, Mitteilungen über die Gefässe der Netzhaut der Fische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. CLXXX.

— Ueber den Bau und die Funktion des Kammes im Auge der Vögel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX.

— Einiges über den Bau der Netzhaut des Aales. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI.

Fusari, Sur les premières phases du développement des téléostéens. Arch. ital. de biol. 1892. Vol. XVIII.

Garnier, Ueber den normalen und pathologischen Zustand der Zonula Zinnii. Arch. f. Augenheilkunde. 1892. Bd. XXIV.

Gerlach, Beiträge zur normalen Anatomie des menschlichen Auges. 1880.

Götte, A., Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

— Beiträge zur Entwickelung der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX.

— Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Teleostierkieme. Zool. Anzeiger. 1878.

Grassi, L'embryogénie des murœnides. Bull. de la société centr. d'agriculture et pèche. Paris 1897.

— The reproduction and methamorphosis of the common Eel. Quart. Journ. of micr. science. T. XXXIX.

Haensell, Recherches sur la structure et l'histogenèse du corps vitré normal et pathologique. Thèse de Paris. 1888.

Henle, Eingeweidelehre. 1866.

Henneguy, Formation du germe dans l'œuf des poissons osseux. Compt. rend. et mém. de la soc. de biol. Paris 1880.

His, Untersuchungen über die Bildung der Knochenfischembryos. (Salmen). Arch. f. mikr. Anat. 1878.

Hoffmann, Vorläufige Mitteilungen zur Ontogenie der Knochenfische. Zool. Anzeiger. 1880.

— Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. 1884. Bd. XXIII.

— Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anzeiger. 1894. Bd. IX.

— (Bronn u.), Klassen u. Ordnungen des Tierreichs. Reptilien.

Iwanoff, Glaskörper. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben. 1872. Bd. II.

Jeannulatos, Recherches embryologiques sur le mode de formation de la chambre antérieure chez les mammifères et chez l'homme. Thèse de Paris. 1896.

Keibel, Zur Entwickelung des Glaskörpers. Arch. Dubois-Reymond. 1886.

Kessler, Zur Entwickelung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig 1877.

Knapp, Ueber Heilung von Linsenwunden beim Frosch. Zeitschr. f. Augenheilkunde. 1900. Bd. III.

Kölliker, Entwickelungsgeschichte. Leipzig 1879.

Kopsch, Iris u. Corpus ciliare des Reptilienauges. Inaug.-Dissert. Berlin 1892.

Kuppfer, Beobachtung über die Entwickelung der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. 1868. Bd. IV.

Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Verhandl. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. 1875.

Leber, Ueber die Pathologie der Linse. Sitzungsber. der ophthalmol. Gesellsch. Heidelberg 1878.

Lereboullet, Recherches d'embryologie comparée sur le brochet, la perche et l'écrevisse. Mém. des savants étrangers. Acad. des sciences. 1862. T. XVII.

Leuckart, Organologie des Auges. Graefe und Saemisch: Handbuch der gesamten Augenheilkunde. 1876.

Leydig, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.

— Lehrbuch der Histologie der Menschen und Tiere. 1857.

Lieberkühn, Beiträge zur Kenntnis des embryonalen Auges. Arch. Dubois-Reymond. 1879.

Manz, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Accomodation des Fischauges. Inaug.-Diss. 1858.

— Ueber den wahrscheinlichen Accomodationsapparat des Fischauges. Unters. zur Ichtyol. v. Ecker. Freiburg 1857.

Merckel, Die Zonula Zinnii. Habilitationsschr. 1870.

Mihálkovicz, Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges. Arch. f. mikr. Anat. 1872. Bd. IX.

Moreau, Histoire naturelle des poissons de France.

Müller, H., Gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. Herausgegeb. v. Becker. Leipzig 1872.

Müller, W., Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbeltiere. Festgabe an Carl Ludwig. Leipzig 1874.

Nussbaum, Embryologie des Auges. Graefe und Saemisch. II. Aufl. 1900.

Oellacher, Ueber den Bau und die Entwickelung der Linse. Arch. f. wissensch. Zoologie. 1873. Bd. XXIII.

Plateau, Sur la vision des poissons et des Amphibiens. Mém. cour. de l'Acad. royale de Belgique. Tome XXXIII.

Rabl, Ueber den Bau und die Entwickelung der Linse. Arch. f. wissensch. Zoologie 1898. Bd. LXIII, LXV, LXVII.

Retzius, Ueber den Bau des Glaskörpers und der Zonula Zinnii. Biol. Unters. 1894. Bd VI.

Ryder, S., A Contribution to the Embryographie of osseous fishes with special reference to the development of the Cod. (Gadus Morrhua.) U. S. Fish Commission Report. 1882.

Schenk, Zur Entwickelung des Auges des Fisches. Sitzungsber. der Wiener Acad. 1867. Bd. LV. 2. Abt.

Schlosser, Experimentelle Studie über traumatische Katarakte. Habilitationsschr. 1887.

Schirmer, Experimentelle Studie über reine Linsenkontusionen. Inaug. Diss. Greifswald 1887.

— Histologische und histochemische Untersuchungen über Kapselnarbe und Kapselkatarakt. Graefes Arch. f. Ophthalmol. 1889. Bd. XXXV.

Schoen, Zonula und Grenzhaut des Glaskörpers. Arch. f. Ophthalmol. 1886. Bd. XXXII.

Schulz, Zur Entwickelungsgeschichte der Knorpelfische. Arch. f. mikr. Anat. 1877. Bd. XIII.

Schulze, M., Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II.

Schulze, O., Zur Entwickelung des Gefässsystems im Säugetierauge. Festschr. f. Kölliker. 1892.

Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. 1887. Graefe und Saemisch, Augenheilkunde. 1874. Bd. I.

Sernoff, Original en russe. — Partiellement traduit dans Kessler.

Terrien, Recherches sur la structure de la rétine ciliaire et l'origine des fibres de la Zonule de Zinn. Arch. d'ophthalmol. 1898. Nr. 9.

— Constance chez l'homme d'un vestige de l'artère hyaloïdienne dans les premiers mois de l'existence. Arch. d'Ophthalm. 1897.

Topolansky, Ueber den Bau der Zonula und Umgebung nebst Bemerkungen über das albinotische Auge. Arch. f. Ophthalmol. 1891. Bd. XXXVII.

Tornatola, Ricerche embryologiche sull'Occhio dei vertebrati. Messina 1898.

van Bambeke, Contribution à l'histoire du développement de l'œil humain. Ann. de la soc. de méd. de Gand. 1879.

— Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. Mémoires couronnés et des savants étrangers. Acad. Royale de Belgique. in 4°. Bonn 1876. T. XL.

van Beneden, A Contribution to the History of Embryonic Development of Teleosteans. Quart. Journ. of micr. Science. 1878.

van Duyse, Contribution à l'étude des membranes pupillaires persistantes. Annal. d'Oculistique. 1886. T. XCVI.

Virchow, Glaskörpergefässe und gefässhaltige Linsenkapsel bei tierischen Embryonen. Sitzungsber. phys.-med. Gesellschaft. Würzburg 1879.

— Ueber Fischaugen. Ibid 1871.

— Ueber Glaskörpergefässe von Cyprinoïden. Verhandl. der phys. Gesellschaft Berlin — Arch. Dubois-Reymond 1885. Phys. Abt.

— Ueber Zellen des Glaskörpers. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV.

— Ueber die Glaskörper- und Netzhautgefässe des Aales. Morph. Jahrbuch. Bd. VII.

— Ueber die Gefässe im Auge und in der Umgebung des Auges beim Frosche. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XXXV.

— Augengefässe der Ringelnatter. Sitzungsber. der phys.-med. Gesellsch. 1883.

— Mitteilung zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltieraugen. Ber. der Versamml. deutscher Naturforscher und Aerzte in Strassburg. 1885.

— Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges. Habilitationsschr. Berlin 1882.

— Ueber die Form der Falten des Corpus Ciliare bei Säugetieren. Morph. Jahrbuch 1886. Bd. II.

— Die morphologische Natur des Glaskörpergewebes. Klin. Monatsblätter f. Augenheilkunde. 1885. Jahrg. 23.

— Ueber die Augengefässe der Selachier. Arch. f. Physiologie 1890.

Voll, Ueber die Entwickelung der Membrana vascularis retinae. Festschrift f. Kölliker. 1892.

Weil, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Knochenfische. Sitzber. Wiener Acad. 1873. 3. Abt. Bd. LXV.

Table des Matières.

Ueber die Centrophormien in dem Descemet'schen Epithel des Rindes.

Von

F. Totsuka

aus Japan.

(Mit 1 Figur im Text.)

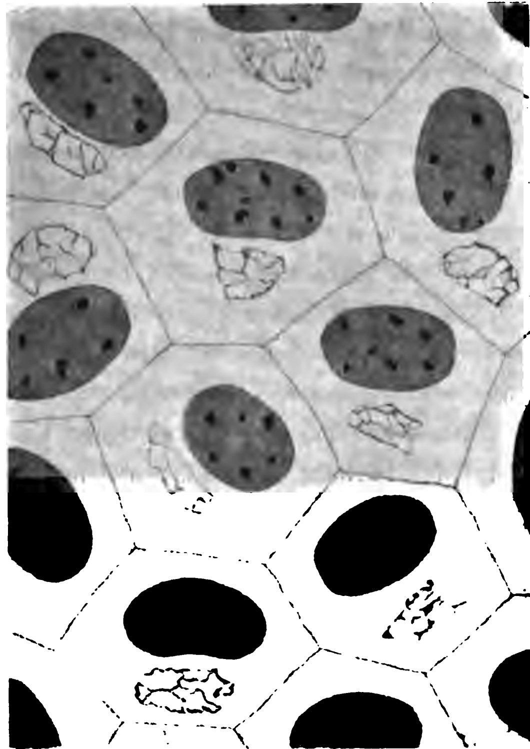
In einer im Archiv für mikroskopische Anatomie kürzlich erschienenen Abhandlung[1]) hat Ballowitz über eigentümliche Zellorgane berichtet, welche er in den Epithelzellen des Descemet'schen Epithels der Säugetiere aufgefunden und Centrophormien[2]) genannt hat. Charakteristisch für diese Organe ist ihre beträchtliche Grösse, ihre unregelmässige Form und vor allem ihre Structur. Diese besteht aus einem zierlichen Netzwerk von körnchenhaltigen Fäden und Strängen, welche sich netzförmig mit einander verbinden und ein lockeres Korbgerüst herstellen. In jeder Zelle befindet sich stets nur je ein Organ; seine Lage ist in der Zelle central oder doch so, dass das Centrum der dünnen, flächenhaft ausgebreiteten Epithelzelle in den Umkreis des Organs fällt. Im Bereiche der Netzkörbe liegen stets die beiden Centralkörper.

Durch die Einwirkung dieser Centrophormien wird nun, wie Ballowitz festgestellt hat, die Form der Zellkerne im Verlaufe des

[1]) Ueber das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Structur seiner grossen Zellsphären. Ein Beitrag zur Kenntnis der Organisation der Zelle. Archiv f. mikr. Anatomie. 1900. Bd. LVI. S. 230.

[2]) Eine Bemerkung zu dem von Golgi und seinen Schülern beschriebenen „Apparato reticolare interno" der Ganglien- und Drüsenzellen. Anat. Anzeiger. 1900. Bd. XVIII. Nr. 8. S. 177.

Wachstums des Auges allmählich umgewandelt und aus einer rundlichen in eine erst nierenförmige, sodann halbmond- und hufeisenförmige Gestalt übergeführt. Bei älteren Tieren erscheinen daher fast alle Zellkerne des Descemet'schen Epithels in der Form von Hufeisen, in deren Concavität je ein Centrophormium gelegen ist. Diese durch die Netzkörbe bedingten Kernmetamorphosen wurden am Auge besonders der Katze von dem genannten Autor festgestellt und näher untersucht. Aber auch bei zahlreichen anderen Säugetieren konnten die gleichen Verhältnisse constatiert werden.



Merkwürdigerweise macht dagegen hiervon das Auge des Rindes eine Ausnahme, insofern als die so auffälligen Kernumwandlungen nicht eintreten, obwohl auch hier die gleichen Centrophormien vorhanden sind.

Ballowitz sagt hierüber (l. c. S. 280): „Vom Rind konnte ich bis jetzt nur eine geringe Anzahl Kälber und acht- bis zehnjährige Tiere untersuchen und fand ich hier den Kern auch bei den alten Tieren zu meiner Ueberraschung ohne Concavität, im günstigsten Falle nierenförmig. Aber auch hier liess sich in einer jeden Zelle eine grosse charakteristische Sphäre bei jungen und alten Tieren nachweisen.“

Dieses abweichende Verhalten bietet um so mehr Interesse, als möglicherweise auch bei dem Menschen die gleichen Verhältnisse wie bei dem Rinde vorliegen. Wenigstens ist von dem Auge des Menschen noch nicht bekannt, dass hier im Descemet'schen Epithel im Alter die

gleichen auffälligen Kernmetamorphosen eintreten, wie bei vielen Säugetieren. Allerdings ist das Auge des Menschen speciell auf diesen Punkt auch noch nicht genauer untersucht worden.[1])

Ich habe daher das Descemet'sche Epithel des Rindes auf verschiedenen Altersstufen einer eingehenden Untersuchung unterzogen. worüber ich im folgenden kurz berichten will.

Die Untersuchungsmethoden waren dieselben, wie sie von Ballowitz in seiner Abhandlung näher beschrieben worden sind.

Schnittpräparate wurden nicht angefertigt, vielmehr untersuchte ich nur das in grösseren Stücken abgelöste Epithel. Die Ablösung wurde in Eisessig-Sublimatlösung vorgenommen, welches Reagens gleichzeitig auch zur Fixierung diente. Die Präparation und Fixierung müssen sogleich nach der Tötung des Tieres ausgeführt werden, da sich das zarte Epithel sehr bald nach dem Tode verändert. Zur Färbung bediente ich mich des Eisenhaematoxylins, wobei der richtige Zeitpunkt während der Entfärbung in der Eisenalaunlösung abgepasst werden muss. Es kamen nur Flächenbilder der losgelösten Epithelmembranen zur Untersuchung. Es ist geboten, dass die Fixierung und Färbung der Zellen tadellos geraten sind, da an schlecht fixierten und mangelhaft gefärbten Epithelmembranen von den zu beschreibenden Dingen nichts wahrgenommen werden kann.

Die Textfigur ist nach einem mit Eisenhaematoxylin gefärbten Präparate gezeichnet, welches von der isolierten Descemet'schen Epithelmembran eines zehnjährigen Rindes hergestellt wurde. In demselben waren gleichzeitig mit den Centrophormien die Zellgrenzen allgemein zur Darstellung gekommen, wie es bei Anwendung dieser Methode nur seltener zu geschehen pflegt. Man sieht die schmalen, deutlich hervortretenden Grenzlinien, welche meist unregelmässige Sechsecke begrenzen; es kommen aber auch häufig fünf- und siebeneckige Zellfelder zur Beobachtung.

Jede Zelle beherbergt einen stark abgeplatteten Kern; nur sehr selten habe ich zwei Kerne in einer Zelle gesehen.

---

[1]) Siehe E. Ballowitz, Kernmetamorphosen in der Hornhaut während ihres Wachstums und im Alter. Grafes Archiv für Ophthalmologie 1900. Bd. L. Heft 2. S. 360.

Nicht selten sind Riesenkerne, die in etwas grösseren Zellen liegen. Die Form der Kerne ist, von der Fläche gesehen, durchgehends elliptisch, bisweilen auch mehr der ovalen oder mehr kreisrunden Form sich nähernd. Ihre Begrenzung ist ganzrandig, Ausschnitte oder Einkerbungen habe ich nicht gesehen. Nur hier und da ist die eine Seite ganz leicht ausgeschnitten, so dass die Kernform mehr nierenförmig erscheint. Das wird aber nur selten sehr ausgesprochen und werden die Nierenformen nicht auffällig vorherrschend.

Die Lage der Kerne ist in den Zellen oft den Zellgrenzen genähert, oft aber auch mehr central.

In jedem Kern sieht man eine Anzahl ungleich grosser und unregelmässig gestalteter Kernkörperchen; meist zählt man davon 6—8 Stück.

Bei gelungener Färbung nimmt man nun in einer jeden Zelle einen mit dem Protoplasma zusammenhängenden, aber deutlich erkennbaren Netzkörper wahr, der stets ausserhalb des Kernbezirkes liegt. Hervorzuheben ist in erster Linie seine Lage. Er befindet sich nämlich gewöhnlich nicht im Centrum der Zelle, sondern excentrisch, bisweilen sogar der Zellgrenze stark genähert. Mit Bezug auf den Kern liegt er verschieden, meist in der Nähe einer Längsseite desselben und mehr oder weniger derselben parallel gerichtet. Nicht selten trifft man ihn aber auch an dem einen Kernende.

Seine Grösse ist beträchtlich, variiert aber etwas. Ebenso ist seine Form variabel. Dieselbe kann rundlich, dreieckig, vieleckig oder länglich sein; meist ist das letztere der Fall. Jedenfalls ist sie sehr unregelmässig.

Der Netzkörper setzt sich zusammen aus ungleich dicken Fäden, die sich unter einander verbinden und ein lockeres Maschenwerk darstellen. Nicht selten erscheinen einzelne Fäden mehr isoliert, ausser Zusammenhang mit den übrigen. Auch kommt es vor, dass sie an der Peripherie frei endigen oder sich im Protoplasma zu verlieren scheinen. Ob das Färbeeffecte sind, muss dahingestellt bleiben.

Die gleichen Befunde ergab die Untersuchung bei jüngeren Tieren, nur war die Grösse der Zellen und Kerne bei jungen Tieren wesentlich kleiner.

M. Heidenhain[1]) hat kürzlich von den Spermatocyten des Proteus ähnliche Befunde beschrieben, in Anknüpfung an die früheren Beobachtungen über „Archoplasmaschleifen" von Hermann[2]) an demselben Object.

Auch M. Heidenhain fand in dem Protoplasma dieser Zellen neben dem Kern einen bald kapselartigen, mit durchbrochenen Wänden versehenen, bald schleifenförmigen Körper, den er als Centralkapsel resp. als Pseudochromosomen benennt. Innerhalb der Kapsel fand der Autor die Zellsphäre. Bisweilen war sie bedeutend kleiner als die „Centralkapsel" und lag nur ganz lose in ihr. Dabei ist aber hervorzuheben, dass, wie M. Heidenhain selbst zugesteht, sein Material nicht gut conserviert war. Meist wurde die Kapsel indessen ganz leer gefunden.

M. Heidenhain stellt nun in Abrede, dass diese Centralkörbe zur Sphäre gehören, vielmehr bringt er sie in Beziehung zu den gleichfalls an den Hodenzellen von Benda und Meves kürzlich beschriebenen Chondromiten. Auch die von Ballowitz im Descemet'schen Epithel beschriebenen Centrophormien bringt er hiermit in Zusammhang und bestreitet ihre Sphärennatur.

Hiergegen ist einzuwenden, dass zwar die Aehnlichkeit der Centralkörbe und Chondromiten mit den Centrophormien eine grosse und sehr auffallende ist. Weitere Untersuchungen müssen darüber entscheiden, und ein Beweis ist von M. Heidenhain keineswegs erbracht. Andererseits ist zu betonen, dass die Structur der Spermatocyten, aus denen die so eigenartig specialisierten Spermien hervorgehen, und diejenige des Descemet'schen Epithels, dieses histologisch und physiologisch so einfachen Deckepithels, denn doch nicht von vornherein so ganz ohne weiteres identificiert werden dürften.

Ballowitz hat nachgewiesen und festgestellt, dass in den Gitterkörben des Descemet'schen Epithels, wie auch ich erkannt habe, nichts von einer gewöhnlichen Sphäre zu sehen ist, dass dagegen die Centralkörper, deren Form und Zusammenlagerung von ihm genau beschrieben

[1]) M. Heidenhain, Ueber die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. Anat. Anz. 1900. Bd. XVIII. Nr. 22 u. 23.

[2]) Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 37 u. 50.

ist, stets im Bereiche der Gitterkörbe liegen. Dies allein hat ihren Entdecker veranlasst, die eigenartigen Gebilde als Sphären anzusprechen, unter ausdrücklichem Hinweise darauf, dass diese Gebilde sich von den gewöhnlichen Zellsphären sehr auffällig unterscheiden und eine ganz eigenartige Structur besitzen. Diese letzteren Erwägungen haben auch ihren Ausdruck darin gefunden, dass die Gebilde in dem Descemet'schen Epithel mit dem besonderen Namen „Centrophormien" belegt worden sind.

Ob die Centrophormien des Descemet'schen Epithels mit den von Golgi und seinen Schülern in manchen Zellen beschriebenen Korbstructuren in Zusammenhang gebracht werden können, eine Möglichkeit, auf welche Ballowitz hingewiesen hat, müssen weitere Untersuchungen lehren. Zunächst müssen die ausführlichen Mitteilungen von Golgi selbst abgewartet werden. Auch Waldeyer[1]) und von Kölliker[2]) haben auf die Aehnlichkeit der Centrophormien mit den von Golgi demonstrierten und beschriebenen Bildern in Pavia aufmerksam gemacht.

Jedenfalls darf man für die Zukunft gespannt sein, wie sich unsere Kenntnis von diesen höchst merkwürdigen, in ihrer Bedeutung noch völlig dunklen Zellenstructuren entwickeln wird.

---

[1]) Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der 14. Versammlung in Pavia. 18. bis 21. April 1900. S. 181.

[2]) A. Kölliker, Kurzer Bericht über den Anatomischen Kongress zu Pavia. 1900. S. 12. In Verhandlungen der Physiol.-med. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. XXXIV.



Referate.

Von

W. Krause.

Szymonowicz, L., *Lehrbuch der Histologie* und der mikroskopischen Anatomie mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Körpers einschliesslich der mikroskopischen Technik. Liefg. VI (Schluss). Würzburg. 8. A. Stubers Verlag (C. Kabitzsch). 1901. S. I—XI u. 321—455. Mit 39 Fig.

Das originelle Lehrbuch ist mit dieser Lieferung zu seinem Schluss gekommen und hat erfüllt, was die früher angezeigten (diese Monatsschrift. 1901. Bd. XVIII. S. 415) Lieferungen versprachen. Der Text beträgt 380 Seiten und dazu gehören 52 Tafeln und noch 169 Textfiguren. Aus diesen Ziffern ersieht man sofort, dass hier ein neuer Weg beschritten und mit Hülfe der ausgezeichneten Ausstattung seitens der Verlagshandlung es möglich geworden ist, die Beschreibung durch Anschauung von Abbildungen zum grossen Teile zu ersetzen. Hierfür werden mit Rücksicht auf den billigen Preis des ganzen Werkes (15 Mk.) die Lernenden besonders dankbar sein.

Die Schlusslieferung enthält nicht nur eine Anleitung zur mikroskopischen Technik (S. 381—415), die gewiss gut aufgenommen werden dürfte, sondern auch ein Autorenregister, ein Litteraturverzeichnis und ein vollständiges Sachregister. Das Litteraturverzeichnis erstreckt sich vorzugsweise auf das letzte Decennium, und z. B. die allgemeine Anatomie von Henle (sowie die des Ref.) dürften dem Verf. unbekannt geblieben sein; immerhin mag auch diese Zusammenstellung manchmal recht nützlich werden können.

Retzius, Gustaf, *Biologische Untersuchungen.* Neue Folge. Bd. IX. No. 5 u. 6. No. 7. 1900. Jena. G. Fischer. Fol. 14 S. mit 3 Taf. u. 14 S. mit 7 Taf.

Der Verf. teilt weitere Beiträge zur Frage von den freien Nervenendigungen und anderen Structurverhältnissen in den Spinalganglien mit; es wurden junge Katzen, Kaninchen, Hunde und auch deren sympathische Ganglien untersucht. Obgleich die intracellulären Netze oder Saftbahnen der früheren Autoren mit ver-

schiedenen Methoden dargestellt werden konnten, gelang es doch nicht, über ihre Bedeutung volle Klarheit zu gewinnen. — In den äusseren Haarzellen des Nervenepithels des Ductus cochlearis wurde der von Hensen (1863) entdeckte Spiralkörper bestätigt. Auch in den äusseren Deckzellen oder Deiters'schen Zellen zeigten sich eigentümliche, vom Kern ab nach dem Lumen des Schneckenkanales hin gelegene ellipsoidische Körper, die aus schwarz sich färbenden Körnchen zusammengesetzt sind; vielleicht handelt es sich um Centrosomen. In den äusseren Pfeilerzellen konnten 14—15 einzelne Fäden gezählt werden, die der Länge nach verlaufen.

Im 7. Heft giebt Retzius Beschreibungen des sensiblen und sensorischen Nervensystems der Würmer und Mollusken, die mit Silber und Methylenblau vorzugsweise an Nereis diversicolor, auch an Oligochaeten, Hirudineen, Mollusken, unter anderen an Limax agrestis und Helix sp. ausgeführt wurden.

Zuckerkandl, E., *Atlas der topographischen Anatomie des Menschen.* Heft 3. Bauch. In 95 Fig. mit erläuterndem Text. 8. Wien u. Leipzig. W. Braumüller. 1901. S. 290—411.

Der ersten im vorletzten Jahre (diese Monatsschrift. 1899. Bd. XVI. H. 11/12. S. 322) angezeigten Lieferung sind die zweite (daselbst, Bd. XVIII. S. 414) und dritte rasch gefolgt. In betreff der ganzen Beurteilung darf auf das dort Gesagte verwiesen werden. Die vorliegende Lieferung enthält eine grosse Anzahl mehrfarbiger Abbildungen in verhältnismässig grossem Maassstabe, wodurch die letzteren besonders instructiv werden. Die specielle Berücksichtigung der chirurgisch wichtigen Partien, wie sie sich bei der Darstellung der Inguinalgegend, des Magens, der Leber und Niere ergeben, machen das Werk zu einem ausserordentlich brauchbaren Hülfsmittel für den praktischen Chirurgen. Nicht nur für die in diesen Regionen so vielfach vorkommenden Operationen, sondern auch für die Technik im Präpariersaal wird sich vielfacher Nutzen ergeben. Von abweichenden Bezeichnungen ist dem Ref. die veraltete Fascia endogastrica aufgefallen, die bei wörtlicher Uebersetzung allenfalls erkennen lässt, dass sie ein Synonym für Fascia transversalis sein soll, von der aber ein Unbefangener zunächst glauben könnte, sie möge wohl innerhalb des Magens zu suchen sein.

Retzius, Gustaf, Crania suecica antiqua. Fol. Stockholm. 1900. 182 S. Mit 100 Taf. u. 29 Holzschn.

Anatomische Präparate, die aus dem 18. Jahrhundert stammen, sind ausserordentlich selten, und das liegt an den mannigfachen Zufälligkeiten, durch welche auch die besten Präparate im Laufe der Zeit zu Grunde gehen. In Stockholm verbrannten im Jahre 1892 alle Schädel und Skelette von Lappen und Schweden, und die aus der Vorzeit stammenden alten Schwedenschädel waren nahe daran, dasselbe Schicksal zu teilen. Eine dauernde Conservierung für die Wissenschaft scheint nur durch zahlreiche und gute Abbildungen möglich zu sein. Diese Sachlage richtig erkennend, hat der Verf. ca. 100 alte schwedische Schädel mit einer

Camera photographiert, die 275 cm Focalabstand hatte, um dadurch ein möglichst treues Bild der Schädel für die Nachwelt zu erhalten. Auf Taf. 98—101 sind verschiedene Fälle von sogen. prähistorischer Trepanation mitgeteilt, die dem Ref. zum mindesten höchst zweifelhaft erscheinen, grösstenteils handelt es sich um posthume Veränderungen, Carcinome oder um Knochenverletzungen, die mit Substanzverlust geheilt sind; man findet solche überall in pathologischen Sammlungen. Auf die sehr wertvollen allgemeinen Betrachtungen des Verf.'s über Rassencharaktere der europäischen Völker, alteuropäische Schädelformen, altschwedische Schädel etc. kann hier leider nicht weiter eingegangen werden. Die Ausstattung ist vorzüglich und das mit zahlreichen Maasstabellen und Holzschnitten ausgestattete Werk eine Zierde der anthropologischen Wissenschaft.



Buchdruckerei Richard Hahn (H. Otto), Leipzig.

(Modena; Ist. di Anat. um. diretto dal Prof. Sperino.)

Sviluppo e struttura del Corpo vitreo in alcuni Vertebrati.

1ª Parte. Ricerche per dissociazione.
1ª Sezione. Mammiferi.

Per

P. Bertacchini,
Iº Assist.

(Con Tav. VI, VII.)

Intorno alla struttura istologica e all'istogenesi dell'umor vitreo si hanno al giorno d'oggi tre principali opinioni, nessuna delle quali, per ragioni più o meno importanti, appare soddisfacente.

L'opinione più antica e più autorevole, sia perchè escogitata da scienziati di maggior valore sia perchè seguita da uno stuolo più numeroso e più eletto di sostenitori, è quella di R. Virchow [*22*].

Secondo questo illustre Osservatore il vitreo di un embrione di maiale di 4 pollici di lunghezza consta di una sostanza mucosa omogenea, qua e là leggermente striata, nella quale sono disseminate, a regolari intervalli, delle cellule a nucleo granuloso e sferico. Alla superficie del corpo vitreo si trova una membrana delicata, ricoperta da reti vascolari assai eleganti e attraversata da un intreccio areolare di fibre nei cui punti nodali stanno applicati dei nuclei e le cui maglie sono riempite da un muco gelatinoso contenente cellule rotondeggianti. Basandosi su questa struttura e sulla presenza della stessa sostanza mucosa nel vitreo dell'adulto, Egli credette di poter collocare il corpo

vitreo in quel gruppo di tessuti connettivali ai quali Egli aveva dato il nome di „tessuti mucosi". Egli ammise poi pel vitreo che le cellule scomparissero nel seguito dello sviluppo e che, nell'adulto, restasse solo la sostanza intercellulare.

Le idee di Virchow erano state, in parte, precorse da Bowmann [*2*] il quale aveva sostenuto, che il vitreo del neonato ha una struttura fibrosa assai distinta, constando di una rete assai fitta di fibre con nuclei ai punti nodali, in modo da risultarne una struttura analoga a quella della parte interna dell'organo dello smalto.

L'opinione di Virchow fu seguita dalla massima parte degli osservatori. Ivanoff [*14*] dimostrò che nel vitreo esistono 3 sorta di elementi cellulari: cellule rotonde, cellule fusiformi o ramificate e cellule vacuolizzate, nonchè forme di passaggio. Malgrado questo polimorfismo, Pagenstecher e Schwalbe [*20*] ammisero che tutte queste cellule non fossero che leucociti. Anzi Schwalbe credette d'aver dimostrato il modo di loro origine; introducendo del vitreo di mammifero nel sacco linfatico sottocutaneo di una rana, i cui globuli bianchi avevano fagocitato dei granuli di carmino preventivamente iniettato, si potè constatare che ben presto esso veniva invaso dai leucociti di quest'ultima, i quali assumevano tutte quante le forme già state descritte da Ivanoff. Potiechin [*16*] ripetè e perfezionò quest'esperienze ottenendone identico risultato; ciò malgrado Egli sostenne che nel vitreo embrionale oltre ai globuli bianchi si trovano vere cellule fisse di connettivo, associandosi così all'opinione di Virchow.

Anche Schöler [*19*], Kölliker [*13*], Babuchin [*1*], Lieberkühn [*15*] e. A. si dichiararono per la derivazione del vitreo da un abbozzo connettivale, alla quale idea infine si piegò anche Schwalbe.

Al giorno d'oggi i più distinti Anatomici, His [*9*], Hertwig [*8*], Fol [*7*], Ranvier [*17*[1]] etc. parteggiano per questa teoria della quale può dirsi uno schema la seguente descrizione data da Kölliker [*13*] „il vitreo embrionale, tanto dell'uomo che degli altri Vertebrati, consta di una sostanza fondamentale omogenea e mucosa, ***disseminata di cellule granulose*** del diam. di mm. 0,009—0,020, provviste di un nucleo rotondo od allungato, disposte assai regolarmente ad intervalli di mm. 0,020—0,050—0,070. Alla faccia esterna della membrana

jaloidea si trovano delle cellule stellate *anastomizzate*, le quali hanno frequenti rapporti coi vasi sanguigni e sembrano essere capillari in via di sviluppo. Nel vitreo dell'adulto, di questi elementi primitivi non resta che la sostanza fondamentale; le cellule sono scomparse e non se ne trovano che traccie indistinte vicino alla lente cristallina e contro la membrana jaloidea.“ Il Kölliker conclude da queste osservazioni che l'umor vitreo presenta bensì, nelle prime epoche della vita, una struttura che *in qualche modo* richiama quella del *tessuto connettivo embrionale*, ma che in seguito perde qualsiasi traccia di struttura, almeno nelle parti più interne, e non resta costituito che da un muco più o meno consistente.

Per ciò poi che riguarda la derivazione blastodermica del tessuto in questione, i sostenitori di questa teoria ammettono generalmente che derivi dal mesoderma, ma vi è qualche divergenza intorno al modo con cui si ritiene che questo tessuto embrionale penetri dentro l'incavo della vescicola ottica secondaria. Per gli Uccelli si ammette dalla maggior parte degli embriologi che il mesoderma penetri nella futura cavità del vitreo solamente per la fessura coroidea, inquantochè al di sotto dell'ectoderma cristallinico manca quello straterello mesodermico che è rappresentato altrove dalla lamina dermica. Tuttavia Lieberkühn [*15*] ha sostenuto, seguito da Zernoff [*23*], che questo straterello esiste anche negli Uccelli e che esso è portato durante l'invaginazione della lente dentro all'incavo retinico costituendo in tal modo una parte dell'abbozzo del vitreo. Schöler e Kölliker, invece, negano che questa lamina mesodermica esista negli Uccelli, mentre l'ammettono pei mammiferi. Kessler [*11*, *20*], di cui sarà parola più avanti, si discosta ancora di più dall'opinione di Lieberkühn, perchè nega il mesoderma pericristallinico tanto negli Uccelli che nei mammiferi. Anche Keibel [*12*] si associa all'opinione di Kessler. Egli afferma che nel topo e nel pollo prima dell'introflessione della lente non si trova alcun strato mesodermico fra l'ectoderma cristallinico e la vescicola ottica. Anche in fasi più avanzate manca la penetrazione del mesoderma fra l'equatore della lente e l'orlo della vescicola ottica secondaria. Egli poi nega che anche per la fessura coroidea penetri del vero tessuto mesodermico, ma solo ammette che vi penetri un

viluppo di capillari sanguigni dai quali prenderebbe perciò origine il vitreo. Le cellule vitree sarebbero perciò leucociti emigrati dai vasi; salvo una piccola parte che potrebbe derivare da germogli endoteliali dei vasi, le cui cellule invece di canalizzarsi, rimarebbero integre e libere.

Keibel negando al pari di Kessler l'invaginazione di una lamina dermica di mesoblaste, pensa, come questo Autore, che neppure la capsula cristallinica derivi da questo foglietto blastodermico, non essendo essa che una formazione cuticulare dell'epitelio del cristallino. In quest'idea, cui accenno qui di volo, sebbene debba occuparmene più tardi, egli ha a compagni Kölliker e Hertwig [*16*], mentre Lieberkühn, Zernoff, Cirincione e A., pensano che anche la capsula della lente derivi dal mesoderma. Secondo Cirincione, fra l'ectoderma cristallinico e la vescicola ottica primaria esiste sempre nei mammiferi uno strato di mesoderma, ma questo scompare durante l'invaginazione cristallinica, cosicchè tanto il vitreo quanto la capsula perilenticularis sono formati dal mesoderma che penetra per la fessura coroidea. Recentemente Carini [*5*] si è occupato di nuovo della questione dell'origine del vitreo e in seguito alle sue osservazioni si è accostato all'opinione di Schöler e Kölliker. Egli ha, cioè, riscontrato la mancanza negli Uccelli, e la presenza nei mammiferi, della lamina mesodermica pericristallinica. Egli nega però che a questa lamina mesodermica si debba anche in parte, la formazione del vitreo; questo si forma soltanto dopochè nella cavità della vescicola ottica secondaria è penetrato, assieme coi vasi, il mesoderma per la fessura coroidea

Per ciò che riguarda l'istogenesi di questo tessuto, l'Autore ammette che nel vitreo embrionale si riscontrino oltre ai vasi: *a*) dei globuli rossi, *b*) delle cellule rotonde che hanno tutta l'apparenza di globuli bianchi e *c*) delle cellule mesodermiche ramificate. Questi elementi stanno impigliati in una reticella di sottili fibrille che le cellule mesodermiche concorrono a formare coi loro prolungamenti. Nel seguito dello sviluppo le cellule rotonde si vacuolizzano e a poco a poco scompaiono come se si sciogliessero nella massa del vitreo. Anche le cellule mesodermiche vanno incontro a un processo di regressione per cui scompaiono restando però i loro sottili prolungamenti come parte fibrillare della massa fondamentale del vitreo.

Da quest'ordine di idee si discosta notevolmente la 2ª teoria sulla natura del vitreo, la quale è stata emessa da Kessler nel 1879 [*11*].

Questo autore nega, come già si è detto, che una lamina mesodermica accompagni l'invaginazione dell'ectoderma cristallinico il quale è a immediato contatto colle vescicole ottiche primarie. Quando queste si invaginano, una certa quantità di mesoderma penetra assieme coi vasi sanguigni per la fessura coroidea, ma le sue cellule non concorrono alla formazione del vitreo. Questo viene semplicemente trasudato dalle pareti nasali e le sue cellule non sono che leucociti emigrati dai vasi.

Infine affatto recentemente, un italiano, il Tornatola [*21*], ha emesso, in seguito a sue osservazioni, una nuova teoria, che anch'essa essenzialmente si discosta dalle due precedenti. Secondo il Tornatola, il vitreo ha struttura filamentosa e le sue fibrille sono in rapporto colle cellule retiniche. Questa disposizione si osserva specialmente bene negli occhi fissati in sublimato corrosivo; usando altri reagenti la struttura fibrillare non si vede più.

In quanto alle cellule vitree, Egli distingue delle grosse cellule, penetrate col mesoderma per la fessura coroidea, le quali Egli ammette che direttamente si trasformino in vasi, e delle piccole cellule, per lo più *anucleate* (?) che probabilmente rappresentano un residuo delle prime. In seguito a queste osservazioni il Tornatola conclude: „il vitreo dunque è una produzione ectodermica, un *secreto* delle cellule retiniche, una sostanza *analoga* al cosidetto — tessuto di secrezione — studiato da Hensen, da Emery, da Ficalbi . . .; ma non può chiamarsi un vero tessuto, perchè *non è costituito da cellule e sostanza intercellulare*".

All'Autore non è riuscito di determinare se nei Vertebrati tutte quante le cellule retiniche concorrano alla secrezione del vitreo o se vi abbiano invece delle speciali cellule, *cellule secretive*, intercalate fra le rimanenti *visive*, analogamente a quanto è stato dimostrato da Carrière pei gasteropodi, da Kleinenberg per gli Alciopidi, da Grenacher pei Cefalopodi ed Eteropodi e da molti altri per molti altri invertebrati.

In quanto alle cellule che si trovano nel vitreo embrionale, esse non hanno altro ufficio che di concorrere all'accrescimento della rete vasale.

In queste 3 principali teorie:

„Trasformazione del tessuto mesodermico,"

„Trasudato vasale,"

„Secrezione delle cellule retiniche,"

si compendia, press'a poco, lo stato attuale delle nostre cognizioni.

È d'uopo però aggiungere che le numerose ricerche fatte intorno all'argomento in questione fino a questi ultimi giorni, hanno rivelato una quantità di particolari che, sebbene non siano tali da influire sull'indirizzo delle nostre idee intorno all'essenziale natura del vitreo, hanno tuttavia una notevole importanza per la soluzione di questioni d'ordine secondario.

Una di queste riguarda la struttura anatomica del corpo vitreo. Brücke [*3*] aveva ammesso che questo consta di lamine concentriche separate da un liquido gelatinoso. Secondo Bowmann [*2*] questa struttura è un prodotto artificiale del reagente usato (acetato di piombo) e il vitreo ha, in realtà, una struttura alveolare determinata da una serie di sottili lamelle che in direzione radiale si avvanzano dalla faccia profonda della jaloidea; opinione questa che è condivisa da Hannover [*10*]; Kölliker invece nega queste strutture e afferma che il tessuto vitreo è essenzialmente amorfo. Anche Retzius [*18*] nega la disposizione membranacea del vitreo. Al contrario Everbusch (citato da Kallius in Jahresb. Merkel e Bonnet, 1898), basandosi su un reperto patologico consecutivo a un trauma riportato dall'occhio, sostiene la struttura lamellare del vitreo e altrettanto pensa Rabl (ibidem), colla differenza che secondo quest'ultimo le lamelle avrebbero direzione radiale.

Un'altra questione importante è quella che riguarda la natura e la struttura della membrana jaloidea o degli strati superficiali del vitreo. È noto che secondo Schultze questa membrana apparterebbe geneticamente alla retina, opinione che è contradetta da Retzius (l. c.) e respinta dalla massima parte degli Embriologi. In quasi tutti i trattati di anatomia si trova detto che la jaloidea è una membranella sottilissima, anista. A questo proposito però occorre distinguere fra

i Vertebrati inferiori (Ictiopsidi) e i superiori (Sauropsidi e Mammiferi). Nei primi la retina non ha vasi e la jaloidea ne è generalmente provvista; nei secondi la retina è vascolarizzata e la jaloidea è priva di vasi. Nel periodo embrionale però anche nei vertebrati superiori si trovano vasi alla superficie del vitreo. Secondo Retzius la jaloide è una membrana anista provvista di cellule sulla sua faccia interna. Secondo Ciaccio [4] le ultime cellule residuali del vitreo si dispongono lungo la faccia interna di questa membrana, sulla cui faccia esterna si riscontra negli Anfibi (Hyla arb.) un endotelio. Secondo Brücke e Hannover dalla faccia interna della jaloidea si distaccano sottili lamelle che si incrociano poi nell'interno del vitreo; tali lamelle non esistono per Ivanoff, Schwalbe, Bowmann, Kölliker e. A.

Il Ranvier [17] trovò poi, nel 1892, dei clasmatociti nelle maglie della rete vasale disposta sulla faccia esterna della membrana jaloide nella Rana.

Osservazioni critiche.

Ho già detto che nessuna delle tre esposte teorie è soddisfacente. Infatti la teoria di Schöler e Kölliker è esposta a questa obbiezione: in qual modo è nutrita la sostanza intercellulare, che sola permane, del vitreo se le sue cellule si atrofizzano. Oltre a ciò, nelle perdite del vitreo, in qual modo viene esso rigenerato?

Il Carini, che afferma d'aver istituito esperienze su questa riproduzione, dice che nel vitreo che si rigenera si trovano numerose cellule superficiali. D'onde sono derivate queste cellule, se quelle proprie del vitreo sono scomparse?

Questa teoria è adunque incompleta perchè non considera tutti i lati del problema biologico del tessuto.

Riguardo all'opinione di Kessler è inutile il dire che è insostenibile, perchè tutti gli anatomici l'hanno ormai ripetuto abbastanza. Basterebbe la presenza della mucina, che richiede sempre per originarsi il metabolismo cellulare, per escludere che il vitreo possa essere un trasudato vasale.[1])

[1]) Ma se non è giusto che la sostanza intercellulare del vitreo derivi dai vasi, altrettanto non può dirsi delle cellule vitree, le quali, come vedremo, con tutta probabilità derivano primitivamente dai leucociti del sangue.

Resterebbe l'opinione del Tornatola, della quale non esito a dire che è affatto insostenibile. L'A. non potrà certo negare che nella costruzione della sua teoria non sia stato preso al fascino di reminiscenze o di parallelismi di anatomia comparata. Ma Egli ha male considerate le analogie che dovrebbero sostenere la sua opinione.

È vero, infatti, che in molti invertebrati il vitreo è secreto da speciali cellule della retina; ma il Tornatola non ha riflettuto che tali cellule degli Avertebrati si trovano in tutt'altri rapporti anatomici e quindi in tutt'altre condizioni funzionali che le cellule omologhe dei Vertebrati.

Nei Cefalopodi dibranchiati, nei quali l'organo della vista rappresenta il grado massimo di perfezionamento raggiunto dagli Invertebrati, la vescicola ottica o retinica, che deriva direttamente dall'ectoderma cutaneo, non si infossa mai in cupula retinica o vescicola ottica secondaria, ma resta disposta sempre come un sacco sferico nel quale tutte le cellule visive hanno rivolta la loro faccia libera verso la cavità da esse limitata, mentre la faccia aderente, in continuità colle fibrille ottiche, è rivolta verso l'esterno. — Il polo distale o cutaneo di questo sacco si trasforma, in tutto o in parte, in lente cristallina; il polo prossimale o profondo che colla sua concavità resta rivolto alla luce, si trasforma in retina. Ora le cellule di questa retina hanno, è evidente, la loro faccia libera rivolta alla luce e all'interno del sacco ottico primitivo che diventerà la cavità del vitreo. Alcune di queste cellule (Emplemzellen di Grenacher) segregano una sostanza, il vitreo, che colla loro faccia libera versano nella cavità da esse circondata. Ma questi rapporti sono già profondamente modificati in altri Molluschi. In *Pecten*, ad. es., la vescicola ottica, pure derivata dall'ectoderma, si invagina, tantochè la sua cavità primaria scompare e la sua metà superficiale viene ad applicarsi contro la metà profonda. Quest'ultima si trasforma in epitelio pigmentato retinico, mentre la prima forma la vera retina, le cui cellule neuroepiteliali hanno il loro bastoncino rivolto in senso opposto alla luce. Le fibre del nervo ottico vanno a distribuirsi sulla superficie esterna, rivolta alla luce, di questa retina e si connettono colle cellule neuroepiteliali coll'intermezzo di una cellula ganglionare. Ebbene in questo

caso il vitreo, quale si osserva nei Cefalopodi dibranchiati (Seppia, ad. es.) manca completamente; fra la faccia libera della retina, rivolta alla luce, e il cristallino si interpone un po' di mesoderma.

Rapporti che si possono quasi dire identici troviamo appunto nei Vertebrati.

La vescicola ottica, che qui emana dall'encefalo, si invagina in cupula retinica diploblastica. Il foglietto prossimale di questa si trasforma nell'epitelio pigmentato come nel Pecten; il foglietto distale o invaginato di trasforma in retina. La faccia libera delle cellule retiniche che corrisponde allo strato dei coni e bastoncini, è rivolta in senso opposto alla luce; è rivolta cioè all'infuori di quella cavità di nuova comparsa nella quale comparirà più tardi il vitreo. L'altra faccia di queste cellule, quella che realmente guarda alla cavità del vitreo, è in continuità colle fibrille ottiche ed è inutile il dire che non può secernere.

Se perciò in realtà le cellule retiniche dei Vertebrati segregassero analogamente a quanto succede in certi invertebrati, il loro secreto dovrebbe accumularsi al di fuori della retina e precisamente fra questa e lo strato dei calici pigmentari; non mai nella cavità del vitreo.

Ma questo abbiamo visto che, nonchè nei Vertebrati, non avviene neppure nel Pecten. Vi sono dunque queste differenze fondamentali fra l'occhio dei Molluschi provvisto di vitreo, e l'occhio dei Vertebrati: nei primi la vescicola retinica deriva dall'ectoderma definitivo, nei secondi dall'encefalo; nei primi è il polo prossimale della vescicola che si trasforma in retina, nei secondi è il polo distale; nei primi la cavità primaria resta, nei secondi scompare.

Perciò se si volesse procedere in pura omologia cogli Avertebrati, la lamina secernente della retina dei Vertebrati dovrebbe essere quella rappresentata dallo strato dei coni e dei bastoncini, i quali, infatti, hanno qualche funzione secretiva, sebbene affatto diversa da quella di secernere il vitreo.

L'unico caso nei Vertebrati in cui siano conservate quelle disposizioni della vescicola ottica che si osservano negli Avertebrati è quello dell'occhio parietale (pineale) di certi Rettili e Pesci, nei quali

la vescicola emanata dalla volta del talamencefalo resta sferica e talora col suo polo prossimale si trasforma in retina e col polo distale in cristallino. Ebbene in questo caso appunto nessun secreto si osserva dentro alla cavità oculare, come più ampiamente dirò altrove, riferendo alcune osservazioni che ho fatto sullo sviluppo dell'occhio parietale della Lacerta muralis. Oltre a ciò non sembra all'Autore che la presenza della membrana jaloidea debba inceppare, almeno nell'adulto, la funzione secretiva delle cellule retinali? È vero che alcuni anatomici negano questa membrana, ma essa è tuttavia abbastanza sviluppata in molti Anfibi, Rettili (Ofidi) e Pesci, dove è abbondantemente vascolarizzata in tutte le sue fasi di sviluppo!

Una differenza essenziale esiste inoltre tra il vitreo dei vertebrati e quello degli invertebrati, differenza che è legata col loro diverso modo d'origine. Nei primi questo tessuto contiene cellule e vasi, nei secondi mai. La teoria del Tornatola urta perciò contro i fatti dell'anatomia comparata e dello sviluppo ed è, come ho già detto, sotto questo punto di vista, insostenibile. Essa appare poi anche insostenibile dal punto di vista istologico.

L'A. infatti dice che i rapporti delle fibrille vitree colla retina si vedono solo nei preparati fissati in sublimato corrosivo o in liquido di Kleinenberg; usando altri liquidi fissatori la struttura fibrillare del vitreo non si scorge più. Questo ci mette subito in guardia sulla realtà del reperto, perchè in generale si è certi dell'esistenza di una determinata struttura solo quando questa appaia usando diversi metodi, sebbene a questi essa reagisca diversamente. Veramente l'A. per combattere questa obbiezione dice che è difficile che un reagente possa produrre artificialmente dei rapporti fra filamenti e cellule quando questi rapporti non esistano. Ma a questo proposito è d'uopo notare che delle strutture filamentose possono comparire nel vitreo per precipitazione o coagulazione de suoi elementi albuminoidi, nel qual caso non sarebbe strano che tali filamenti fissandosi per un capo alla membrana jaloidea apparissero, all'esame istologico, impiantati sulla retina. I rapporti fra la jaloidea e la retina sono abbastanza stretti per giustificare quest'ipotesi. Ad ogni modo manca la prova convincente dell'opinione dell'autore, quella prova che solo sarebbe data

quando Egli avesse seguita la secrezione della sostanza vitrea e avesse dimostrato che una o parecchie di queste fibrille si impiantano su una cellula retinica e di questa struttura avesse dato un buon disegno. In questo punto invece le sue osservazioni sono troppo vaghe per essere accolte in un argomento tanto importante.

Premesso questo sguardo retrospettivo sulle diverse teorie fin ad oggi comparse sulla natura del vitreo passo all'esposizione delle cose da me osservate.

Osservazioni.

Per studiare questo argomento mi sono servito di tre procedimenti.

1° Fissazione di bulbi enucleati di feti e di adulto, loro colorazione e allestimento di preparati per dissociazione.

2° Fissazione di embrioni interi o di bulbi di embrione e di adulto e allestimento di preparati in sezioni seriate, sia colorando preventivamente in toto; sia colorando le sezioni sul vetro.

3° Sottrazione di vitreo, mediante una siringa di Pravaz, dall'occhio di animali adulti e esame del tessuto rigenerato sia mediante preparati per dissociazione sia mediante sezioni in serie.

In questa prima Nota riferisco solo sul risultato della prima serie di osservazione nei mammiferi; in altre Note successive riporterò i risultati ottenuti collo stesso metodo in altri Vertebrati e cogli altri due metodi di studio e ciò separatamente per ciascuna Classe di animali.

Tecnica.

I mammiferi dei quali principalmente mi sono servito sono stati cavie, conigli e gatti, sia in fasi fetali che neonati. Ho anche esaminato qualche feto di topo e di riccio, nonchè degli adulti delle stesse speci e di poche altre speci. Oltre a ciò ho studiato occhi di bambini neonati, portati dalla Clinica ostetrica e dal Brefotrofio della Città.

Per l'esame degli occhi ho proceduto nel seguente modo. Praticata con sottili forbici un'incisione della sclera parallelamente al limbo sclero-corneale, mettevo il bulbo così inciso sia in alcool $^1/_3$, sia in

liquido di Müller addizionato di *un decimo* di soluz. osmica 2 $^0/_0$, sia in soluz. osmica $^1/_2$ $^0/_0$, sia in liquido di Kleinenberg, sia in sol. sat. di sublimato corrosivo. Dopo qualche ora, da 12—24, completavo l'incisione circolare della sclera e dell'uvea e allontanavo l'una dall'altra le due calotte di bulbo così ottenute. In seguito a quest'allontanamento il vitreo, che aveva assunto una consistenza gelatinosa, e col liquido di Müller osmico un colorito giallastro molto commodo, restava per lo più aderente alla calotta posteriore o retinica, talora assieme col cristallino talora solo. Riusciva allora facilissimo, operando sott'acqua, allontanare il vitreo assieme colla jaloide della calotta sclero-coroido-retinica, sotto forma di un corpo sferoidale perfettamente trasparente e di una certa consistenza.

Praticati i necessari lavacri, asportavo colle forbici adoperate a piatto, dei sottili lembi di vitreo, sia degli strati affatto superficiali, sia delle parti profonde, che separatamente venivano messi a colorare e montati in preparati permanenti in glicerina. Si aveva così il vantaggio di esaminare partitamente le diverse zone del tessuto. In questo procedimento la membrana jaloidea rimaneva aderente al vitreo dal quale facilmente si poteva poi staccare collo scuotimento sott'acqua. Questo metodo riusciva, però, solo nei feti piuttosto sviluppati e negli animali adulti. Nei giovani embrioni non riusciva affatto perchè il vitreo non assumeva la necessaria consistenza, il che mi induce a credere, appoggiato anche ad altre ragioni che saranno esposte più avanti, che nei giovani embrioni manchi la *mucina*, o la parte albuminoidea del vitreo. Per questi procedevo allora nel seguente modo. Inciso circolarmente il bulbo in due calotte aderenti per un piccolo tratto, mettono il tutto nel liquido fissatore poi nel liquido colorante e, dopo lavato, levavo con piccole pinze e col penello tutte le parti situate internamente alla retina, assieme col cristallino.

Come liquidi coloranti ho usato: la soluz. di Eosina-ematossilina di Grübler; la soluz. idro-alcoolica di bleu di toluidina; la soluz. idro-alcoolica di tionina; la triplice colorazione Biondi-Heidenhain; il picrocarmino di Weigert preparato da Grübler; la soluz. idro-alcoolica di cristall-violetto; la muciemateina e il mucicarmino prep. da Grübler.

Descrizione.

Nei più giovani embrioni di mammiferi (gatto, cavia, riccio e coniglio) preparati col 2° processo di dissociazione descritto, si osserva nel vitreo un fascio vascolare formato da capillari a parete endoteliale molto distinta. Nei preparati colorati colla toluidina o colla tionina si osserva una metacromasia notevole. Le cellule endoteliali delle pareti vasali sono colorate in viola pallido, i globuli rossi in verde smeraldo, i globuli bianchi endovasali in violetto-bluastro.[1]) Aderenti alla superficie esterna dei vasi si vedono numerosissime cellule per lo più rotondeggianti, ma talora anche allungate e di forma svariata. Queste cellule hanno il nucleo colorato nello stesso modo dei leucociti endovasali. In taluni punti sono uniformemente adossate ai capillari ai quali formano come una guaina tutta continua; altrove questa guaina è interrotta da tratti in cui il capillare resta allo scoperto; altrove, infine, le cellule formano degli accumuli e talora anche delle speci di germogli cilindro-conici che si dirigono verso le lacune intervasali. Poche cellule rotondeggianti libere ho visto in queste lacune e pochissime o nessuna cellula ramificata. Questo reperto collima con quanto ha notato Retzius. È d'uopo poi aggiungere che nelle lacune intervasali non ho visto alcuna sostanza intercellulare, amorfa o configurata, precipitata dai liquidi fissatori e colorata dai reagenti.

Venendo alla descrizione di quanto ho riscontrato negli occhi di feti quasi a termine, di neonati e di adulti credo conveniente dividere la descrizione in capitoli, riguardati ognuno una delle speci studiate.

Uomo (bambini neonati).

Ho utilizzato dei bulbi di bambini, neonati o di pochi giorni, provenienti dal locale Brefotrofio. I cadaveri mi giungevano, in seguito a preghiera da me rivolta al Direttore di quell'Istituto, poche ore dopo la morte e perciò abbastanza utilizzabili per le ricerche microscopiche. Di questi bulbi ho dovuto scartare tutti quelli che presentavano tracce di una qualche affezione patologica, conservando e

[1]) Si intende che sono i nuclei di queste cellule che presentano la colorazione sopraindicata.

tenendo conto solo di quelli che macroscopicamente e al microscopio si rivelavano normali. Trattando i bulbi incisi come già ho detto, sia con alcool $^1/_3$ sia con bicromato osmico, dopo 24—36 ore era possibile enucleare dalla calotta sclero-coroideo-retinica il vitreo ravvolto nella jaloidea e il cristallino. Lacerando poi con un ago foggiato a lancetta tutt'attorno al cristallino la linea di inserzione della zonula di Zinn si poteva far uscire il cristallino dalla sua *fossa* e si aveva così solo il vitreo colla jaloidea. Si poteva allora dividere il corpo vitreo per metà e agitandolo dolcemente sott'acqua, staccare coll'aiuto di sottili pinze tutta quanta o gran parte della jaloidea.

Levata la jaloidea, oppure anche lasciandola in posto, asportavo colle forbici e colle pinze, dei lembi di vitreo, sia superficiali, sia profondi, e li mettevo a colorare.

La jaloidea si è costantemente rivelata al microscopio come una membranella anista; nei preparati colorati in toluidina si presenta fittamente disseminata di finissime granulazioni violette; in quelli trattati con ematossilina-eosina tali granulazioni sono color violetto-roseo. Negli strati profondi del vitreo non si osservano cellule.

La sostanza fondamentale presenta a piccolo ingrandimento, nei preparati colorati con picrocarmino, una tinta leggermente rosea ed uniforme; in quelli colorati coll'ematossilina, colla tionina e colla toluidina, una colorazione leggermente azzurina. A forte ingrandimento (obb. 4 mm. apocr. Koristka, oc. comp. 8) si vede, in entrambi i casi, che questa sostanza possiede una struttura finissimamente spugnosa nella quale le trabecole solide sono costituite da minutissime granulazioni sferiche brillanti disposte in serie lineari incrocicchiate, mentre gli spazi interposti sono occupati da una sostanza completamente omogenea e probabilmente liquida. Sono dunque finissime granulazioni di calibro eguale sospese in una ganga più fluida, ma disposte ed orientate con una certa regolarità. È difficile decidere se sia la parte granulare o la liquida quella che conferisce al vitreo trattato colle predette sostanze coloranti la sua tinta speciale; sembra però che siano le granulazioni quelle che fissano il colore, ma in una misura estremamente debole. Non ho potuto scorgere nessuna struttura fibrillare o membranacea. Affatto alla superficie del vitreo si vedono

abbastanza frequentemente, al microscopio, delle imagini simulanti sottili fibrille ondulate, ma dopo attento esame ci si persuade che esse non sono altro, in realtà, che finissime ripiegature della massa della sostanza fondamentale, la quale nella sua struttura omogenea possiede un notevole grado di coesione e quando è stirata forma delle numerose e sottili piegoline.

Riguardo alla parte cellulare, premetto che nel vitreo di bambino neonato io non ho trovato cellule che ne' suoi strati più superficiali, immediatamente sotto alla jaloide. Nelle parti profonde non ho visto che raramente qualche cellula rotondeggiante analoga a un leucocito. Alle superficie del vitreo io ho osservato due sorta di elementi: *A*) In primo luogo numerose cellule sparse, prive di qualsiasi legame fra di loro e *B*) delle cellule piatte, a reciproco contatto coi loro margini in guisa da assumere una disposizione endoteliforme. Delle cellule *A*) se ne hanno di svariate forme, ma queste sembrano essere però soltanto fasi di trasformazione di una sola specie cellulare. Volendole classificare appunto a norma della lora conformazione se ne possono fare 3 categorie. 1° piccole cellule rotondeggianti a scarso protoplasma 2° cellule a grande corpo protoplasmatico più o meno vacuolizzato e raccolto in una massa press'a poco regolare 3° cellule a grande corpo protoplasmatico ramificato contenente granulazioni tingibili.

Le cellule della 1ª categoria (v. fig. 19) hanno nucleo sferico, rigonfio, povero di cromatina, specialmente adossata alla membrana nucleare; esso contiene una grande quantità di plasma incolore e uno o due nucleoli. Il corpo protoplasmatico di questi elementi è scarsissimo ed ha superficie irregolarmente scabra; in esso però, e precisamente sulla superficie esterna della membrana nucleare, si osservano delle goccioline di una sostanza omogenea, trasparente, le quali sembrano trasudare dall'interno del nucleo.

Le cellule della 2ª categoria hanno nucleo sferico, piccolo e fortemente tingibile, contenente uno o due distinti nucleoli. Talora, ma non frequentemente, in cambio di un solo nucleo, se ne hanno due o anche quattro. Il corpo protoplasmatico è sempre assai grande, di forma abbastanza regolare in questo senso che i suoi contorni sono

sempre delimitati da ampie curve; ma mentre talora si presenta sferico od ellissoidale contenendo il nucleo nella sua parte centrale, tal'altra esso è prevalentemente accumulato ad un lato del nucleo, ove forma una specie di ampio lobo a largo peduncolo (v. fig. 15, 18, 20). Perciò che riguarda la sua struttura, il protoplasma di questi elementi presenta una quantità di varianti sia secondo le diverse zone di una stessa cellula, sia secondo le diverse cellule che si osservano. La sua struttura intanto non è mai uniforme. In esso si osservano: innanzitutto delle minutissime granulazioni debolmente tingibili (in color giallo-roseo col picrocarmino; in color azzurro-pallido coll'ematossilina; in color bleu-verdastro colla toluidina); delle granulazioni più grosse, presentanti la medesima reazione tintoriale delle piccole granulazioni, situate talora vicino al nucleo, tal'altra affatto alla superficie della cellula, dalla quale sembrano in via di uscire; infine, delle goccioline omogenee, affatto incolori, talora piccolissime, talora tanto grandi da distendere il corpo cellulare e da ridurlo a una sottile lamella avvolgente, contenente in un punto più ispessito il nucleo, analogamente a quanto si osserva in una cellula adipifera. Quando il corpo protoplasmatico è quasi tutto raccolto a un lato del nucleo, queste goccioline, più o meno grosse, si trovano tutte nel grosso lobo protoplasmatico laterale, il quale assume allora un aspetto eminentemente rarefatto e spugnoso, mentre lo scarso strato di protoplasma che resta attorno al nucleo ha una struttura assai più omogenea e compatta. In questo caso la cellula assume un aspetto che con grandissima evidenza si assomiglia a quello di una glandula unicellulare mucipara (v. fig. 20). Molte volte si ha l'impressione di assistere alla fuoriuscita di queste goccioline dal corpo cellulare e specialmente pare che le grosse gocciole si aprano per deiscenza versando il loro contenuto nella sostanza vitrea fondamentale. Specialmente ho assistito a questo fatto nel vitreo di gatto, come dirò più avanti.

Le cellule, infine, della 3ª categoria si discostano notevolmente per la forma dalle procedenti (v. fig. 6, 7, 8, 23). Hanno nucleo sferico, piuttosto piccolo, fortemente tingibile e nucleolato. Il loro corpo protoplasmatico, piuttosto grande e per lo più rotondeggiante, presenta una struttura finamente spugnosa e contiene solo minutissime granu-

lazioni tingibili coll'ematossilina, col picrocarmino e colla toluidina Riguardo alla sua forma, esso emana dalla sua superficie uno o pochi prolungamenti, analoghi ai prolungamenti di una cellula connettivale pigmentata, ma tali prolungamenti presentano questo di speciale che sono eminentemente lobati o bitorzoluti. Essi sono, per lo più, assai ingrossati alla loro estremità libera, e anche lungo il loro decorso presentano più o meno numerosi (da 2 a 5) ingrossamenti, separati da tratti più o meno assottigliati. Talora il tratto che congiunge i diversi ingrossamenti fra di loro o che unisce il prolungamento stesso al corpo cellulare è così sottile che è addirittura filiforme. Si può poi con grande evidenza constatare che questo tratto d'unione è normalmente destinato ad essere riassorbito e a scomparire, perchè frequentissimamente vediamo di queste cellule dalla cui superficie emana qualche brevissimo prolungamento conico a punta affilata, circondate da parecchi grumi protoplasmatici, taluni dei quali conservano ancora evidentissima la forma di un prolungamento staccato (v. fig. 7 e 8).

Noi assistiamo qui perciò a un fenomeno identico a quello che Ranvier ha descritto, sotto il nome di *clasmatosi*, in quelle cellule connettivali che egli chiama *clasmatociti* e che specialmente egli ha trovato nel connettivo sottoperitoneale e d'attorno ai vasi della *membrana jaloidea* della Rana.

Quale può essere il destino dei prolungamenti protoplasmatici staccatisi dal corpo delle cellule vitree? Se si tien conto che i grumi protoplasmatici che si trovano ancora d'attorno a tali cellule private dei loro prolungamenti, sono in diversa misura alterati e impiccioliti, e che mentre intorno a certe cellule si vedono dei grumi ancora piuttosto grossi, intorno a certe altre se ne vedono solo di piccolisimi, si può, colla lusinga di non andar errati, supporre che tali prolungamenti abbandonati dalla cellula siano destinati a sciogliersi o, meglio, a trasformarsi nella sostanza fondamentale.

Ma non è solo in questo modo che da queste grosse cellule vitree vien ceduto del protoplasma alla sostanza fondamentale.

Si osserva in alcune di queste cellule, il cui corpo protoplasmatico è tutto raccolto in una massa press'a poco regolare d'attorno al nucleo e non presenta notevoli prolungamenti, che nel protoplasma

esiste una distinta stratificazione (v. fig. 18). Immediatamente d'attorno al nucleo, o ai due nuclei, esiste una zona regolare di protoplasma a struttura piuttosto compatta ed omogenea e privo affatto di inclusioni, mentre il protoplasma più superficiale, che costituisce un unico strato, ha una struttura spugnosa, contiene goccioline incolori ed inclusioni configurate, specialmente minute granulazioni tingibili. Essendo che vicino a queste cellule se ne osservano altre assai più piccole (fig. 19), che per la forma del nucleo sono identiche alle prime e che hanno un corpo protoplasmatico in totalità omogeneo, io penso che le cellule a corpo stratificato abbandonino lo strato superficiale metaplasmizzato del loro corpo e si trasformino nelle seconde cellule conservando solo lo strato più profondo e probabilmente più giovane, del loro protoplasma.

Come ho già detto, ritengo che queste tre categorie delle cellule del gruppo *A* non siano che modificazioni funzionali di una stessa specie di elemento, la cui funzione principalmente consiste nella formazione della sostanza fondamentale del vitreo. Il modo con cui questi elementi adempiono a tale loro ufficio sarebbe duplice: per secrezione di sostanza e per trasformazione diretta del protoplasma staccatosi per clasmatosi.

Veniamo ora alle cellule del gruppo *B* (v. fig. 26). Queste si presentano, nei preparati ottenuti per dissociazione, riunite in piccoli lembetti che esse costituiscono riunendosi coi loro margini. Queste cellule hanno corpo appiattito, a contorno poligonale, e posseggono un nucleo, per lo più ovoide, molto distinto. Rassomigliano a cellule endoteliali, anzi, più precisamente, alle cellule piatte del peritènio. Non ho potuto ancora determinare la sede di questi elementi che ancora più sviluppati ho osservato anche nel gatto. Il loro protoplasma è sempre libero da inclusioni tingibili, ma spesso invece contiene delle goccie jaline che colla massima evidenza si constata che sono secrete dal nucleo. Ma di queste cellule mi riserbo di parlare quando ne avrò esattamente determinata la topografia.

Questo è quanto ho potuto osservare intorno alla parte cellulare del vitreo dell'uomo. Non avrei tratto da esso conclusione alcuna, trattandosi di materiale preso da cadaveri, se i relativi reperti non fossero stati confortati da quanto ho osservato in altri mammiferi.

Gatto.

Nel gatto neonato, nel gattino cogli occhi ancora chiusi, nel gattino di parecchi giorni cogli occhi appena aperti e nel gatto adulto gli elementi cellulari si trovano solo negli strati più superficiali del corpo vitreo, subito sotto alla membrana jaloide. Quest'ultima membrana è sottilissima ed anista; colorata in bleu di toluidina o in tionina si presenta cosparsa di fitte e minute granulazioni color violetto-bluastro oscuro. Negli animali giovani non aderiscono mai ad essa le cellule vitree; negli adulti invece quando si leva la membrana jaloide, tutte, o quasi, le cellule la seguono. Per isolarla completamente dal corpo vitreo e dalla retina ho usato il metodo di Ranvier, che già ho descritto.

Per ciò che concerne gli elementi cellulari, anche qui, come nell'uomo, ne abbiamo di diverse sorta e cioè: piccole cellule a scarso corpo protoplasmatico; cellule a corpo protoplasmatico più grande e vacuolizzato; grandi cellule ramificate, ma non anastomizzate, contenenti piccole granulazioni tingibili.

Le piccole cellule hanno nucleo sferico, corpo protoplasmatico scarso e rassomigliano ai comuni leucociti. Se ne trovano poco frequentemente negli strati profondi del vitreo; in generale risiedono anch'esse superficialmente, inframezzate fra gli altri elementi di cui sono però assai meno numerose.

L'altra specie di cellule è costituita da elementi a nucleo sferico nucleolato, provvisto talora di una fitta reticella cromatinica, talora invece rigonfio, con scarsa cromatina e molto nucleoplasma. Il corpo protoplasmatico è abbastanza irregolare ma non mai ramificato; presenta tutt'al più delle protrusioni localizzate ed è in generale disposto eccentricamente rispetto al nucleo. Esso contiene sempre dei vacuoli o per meglio dire delle goccioline liquide o affatto incolori o lievissimamente tinte. Nei preparati assoggettati all'azione della toluidina e della tionina queste gocciole assumono una leggerissima sfumatura bluastra, analoga a quella della parte liquida della sostanza intercellulare, come sarà ripetuto più avanti. Facendo uso del picrocarmino o dell'ematossilina, restano affatto incolori. La mole di queste gocciole

oscilla dentro limiti amplissimi, andandosi, per una serie infinita di gradazioni, da certune che sono piccolissime ad altre tanto grandi da invadere quasi tutto il volume della cellula (v. fig. 1, 3, 4, 5). Veramente il reperto di gocciole così grandi è piuttosto raro, ma in un caso ne ho visto un esempio evidentissimo in un feticino di gatto lungo cm. 3,5; nei feti più sviluppati e nei gattini neonati il fenomeno si riscontra con sempre minore frequenza e in proporzioni più modeste, finchè nell'animale adulto non si riscontra più.

In generale nelle cellule che contengono le più grosse gocciole jaline, queste non oltrepassano i $^2/_3$ del volume totale della cellula (v. fig. 4). In questo caso si vede il nucleo circondato da una discreta massa protoplasmatica a tessitura spugnosa abbastanza compatta; da questo corpo protoplasmatico parte una sottile membrana che ravvolge una grossa gocciola jalina situata lateralmente al nucleo. Nel più dei casi invece di un'unica grossa gocciola se ne hanno due o tre di calibro minore. In ogni caso però credo d'aver potuto constatare che il contenuto di queste gocciole passa dalla cellula nella sostanza intercellulare. Questo fenomeno l'ho osservato nel vitreo di tutti i gattini neonati investigati ed anche in altre speci di mammiferi, come dirò più avanti. Non potrei però decidere se questa fuoriuscita della sostanza jalina dalla cellula si faccia per deiscenza dell'ectoplasma o per filtrazione attraverso al medesimo, ipotesi quest'ultima verso la quale i fatti ripetutamente osservati mi farebbero inclinare.

Infine nella maggior parte di queste cellule le goccie jaline sono assai più piccole, sempre essendo in piccolo numero, da una a due o tre. Quando ne esiste una sola (v. fig. 32), condizione questa che mi sembra la fase iniziale del fenomeno, questa risiede sempre contro alla membrana nucleare. In certi casi anzi essa si trova come infossata in piccola parte dentro al nucleo. Qualche volta poi mi è sembrato di scorgere una breve interruzione, a guisa di piccolo orifizio, a livello della gocciolina in questione; ma le osservazioni in proposito non sono abbastanza numerose da permettermi di accertarlo. Ad ogni modo si ha come l'impressione di assistere ad un trasudamento della sostanza della gocciolina dall'interno dal nucleo nel protoplasma cellulare; tanto più che la sostanza della gocciola e il nucleo-

plasma che riempie i nuclei a scarsa cromatina di cui dianzi ho parlato presentano le stesse reazioni microchimiche. Ad ogni modo in altre cellule la goccia jalina si vede aumentata di volume; ad essa vengono ad aggiungersi altre goccioline comparse su altri punti della superficie nucleare, sebbene con questa affermazione non intenda di escludere che la gocciola iniziale si ingrandisca anche *in situ*, finchè si passa alle cellule a grosse gocciole già descritte nelle quali il nucleo è più piccolo, a struttura più compatta e più colorabile.

Fra queste cellule a grande protoplasma subgloboso se ne trovano poi di quelle nelle quali non si osserva alcuna gocciola jalina, sebbene questo reperto sia piuttosto poco frequente, e altre ve ne sono ancora che per la relativa piccolezza del loro corpo cellulare si accostano alle piccole cellule della 1ª specie (fig. 24, 25).

Le ultime cellule infine, le ramificate, costituiscono un regolare strato subito sotto alla jaloide e questo specialmente nei gattini a occhi aperti e negli adulti. Sono a distanza tale le une dalle altre che fra le estremità dei loro prolungamenti resterebbe posto sufficiente per altrettante cellule intercalate della stessa specie. La grandezza di questi elementi è difficilmente misurabile in causa della varietà e della irregolarità dei loro prolungamenti. Hanno nucleo piuttosto piccolo, rotondeggiante o ellissoidale, con ricca rete cromatinica e nucleolo distinto, ma piccolissimo. Talora invece di un nucleo se ne hanno due, come nel caso rappresentato dalla fig. 24; ma ciò è rarissimo ed ignoro se accenni ad una moltiplicazione di questi elementi perchè fasi distinte, mitotiche od amitotiche, non ne ho viste. Questo nucleo con la toluidina o la tionina prende una tinta azzurro violacea.

Quella parte di corpo cellulare che sta raccolta attorno al nucleo è piuttosto piccola e di forma irregolarmente sferoidale. Essa emana però sempre un numero variabile, ma piuttosto ristretto, di lunghi prolungamenti. Talora se ne ha uno solo; frequentemente due o tre; raramente più di tre. Ho detto che questi prolungamenti sono piuttosto lunghi, misurano infatti non raramente la lunghezza di 18 μ; tantochè misurando una di queste cellule dalle estremità libere di due opposti prolungamenti, si ha un'estensione di circa 34 μ; misura

questa che corrisponde, press'a poco, all'intervallo che separa le cellule di questa specie l'una dall'altra.

Ma più che la lunghezza, caratteristica è la forma di questi prolungamenti. Si continuano col corpo cellulare mediante un piede per lo più piuttosto stretto; si dirigono con tragitto spezzato, presentando nel loro percorso parti ristrette e parti allargate alternativamente disposte; assai scarsamente si ramificano mandando alcune poche propaggini laterali a livello dei punti rigonfi. Tutte poi queste propaggini protoplasmatiche della cellula, tanto le principali che le secondarie, terminano con un'estremità libera molto espansa e, si potrebbe dire, membranacea.

In nessun caso ho visto che qualcuno di questi prolungamenti si anastomizzi con prolungamenti di cellule vicine. Il contegno anzi delle loro estremità libere, che mi è sembrato oltre ogni dire interessante, esclude affatto la possibilità che ciò possa avvenire. Ho già detto che le estremità in questione sono assai espanse; è d'uopo aggiungere che a loro livello si perde affatto la nettezza del contorno del corpo cellulare. Il loro bordo libero si fa dapprima dentellato, poi appare come disgregato e rarefatto tantochè in molti casi non è più possibile vedere un limite netto fra protoplasma cellulare e sostanza vitrea intercellulare. Questo attenuarsi, questo sfumarsi e quasi scomparire dei prolungamenti cellulari alla loro estremità libera è poi spiegato dal fatto che la struttura intima del protoplasma che costituisce i prolungamenti stessi si fa tanto più rarefatta quanto più si procede dal loro peduncolo alla loro estremità libera, come tosto dirò.

Per ciò che concerne lo studio della struttura del protoplasma di queste cellule ramificate, i migliori e più significativi risultati li ho avuti coll'impiego del bleu di toluidina e della tionina, qualunque fosse poi il mezzo di fissazione precedentemente usato.

D'attorno al nucleo il corpo cellulare ha una struttura finamente spugnosa; struttura che si mantiene nella parte basale dei prolungamenti, pur diventando le lacune od areole paraplasmatiche alquanto più ampie; verso l'estremità distale dei prolungamenti, invece, le lacune paraplasmatiche si fanno ancora più ampie mentre le trabecole dello spongioplasma diventano sempre più sottili, a tale che il proto-

plasma prende infine una struttura delicatissima che proprio in corrispondenza dell'orlo estremo diventa affatto evanescente, dando all'osservatore l'impressione che gli spazi paraplasmatici si aprano direttamente all'esterno, mentre le trabecole dello spongioplasma si avanzano alquanto entro la sostanza vitrea intercellulare nella quale bentosto scompaiono dissolvendosi in finissime granulazioni (fig. 9, 10).[1])

Ma, oltre alla conformazione dei loro prolungamenti, queste cellule presentano un altro reperto interessante; esse presentano costantemente nel loro protoplasma una quantità variabile, ma sempre rilevante, di minute granulazioni sferiche, intensamente colorabili colla toluidina, colla tionina e coll'ematossilina.

Queste granulazioni tingibili appaiono, per le loro proprietà ottiche, di struttura piuttosto compatta. Coll'uso della toluidina e della tionina prendono un colore bleu-violaceo intenso; coll'ematossilina si colorano in azzurro oscuro.

Caratteristica è la loro disposizione. A primo aspetto sembrerebbero irregolarmente distribuite nel corpo cellulare, essendo solo alquanto più fitte attorno al nucleo e più diradate dentro ai prolungamenti cellulari. Ma, esaminando con attenzione, molte volte è dato vedere che esse sono come allineate in serie radiate che partendo da un punto della superficie esterna della membrana nucleare si avanzano dentro ai prolungamenti protoplasmatici percorrendone l'asse (fig. 24, 25). Questa disposizione almeno è evidente nelle regioni più prossimali dei prolungamenti, perchè verso la loro estremità distale i granuli perdono il loro allineamento ed appaiono sparsi irregolarmente nel protoplasma, mostrando di aderire alla superficie esterna delle trabecole spongioplasmatiche. D'attorno al nucleo poi molte di queste granulazioni sono disposte irregolarmente, specialmente laddove non emanano prolungamenti cellulari.

Come questi granuli sono più radi nelle parti periferiche della cellula che nelle centrali, così essi sembrano mancare affatto nello

---

[1]) Questa disposizione poi, che nel gattino giovane non è frequente, è frequente ed evidentissima nel gatto adulto ove certe cellule sembrano avere una struttura completamente arborescente (v. fig. 27, 28), essendo scomparso ogni limite cellulare e rimanendo solo le trabecolo spongioplasmatiche.

strato più superficiale e specialmente mancano nell'estremo libero dei prolungamenti ove, come ho già detto, le lacune paraplasmatiche sembrano comunicare liberamente colla sostanza vitrea fondamentale.

Credo che queste granulazioni, che per essere tingibili colla toluidina, colla tionina e coll'ematossilina sembrano di sostanza mucigena, siano versate solo in piccola parte dalla cellula nella sostanza vitrea intercellulare. Avviene infatti talora di vedere in immediata vicinanza delle cellule delle piccole granulazioni che per mole e per colorabilità sono identiche a quelle intracellulari ora descritte, come pure qualcuna se ne vede, fra altre numerosissime di diversa natura, contro la faccia interna della membrana jaloidea; questo reperto, però, non è molto frequente e ad ogni modo di queste granulazioni non si vedono più tracce nella sostanza vitrea fondamentale ad una certa distanza dalla membrana jaloidea e dallo strato delle cellule vitree.

In queste parti più profonde del vitreo la sostanza fondamentale consta, come già ho detto, di una specie di ganga liquida contenente un reticolo fittissimo di finissime granulazioni seriate, le quali granulazioni, che si colorano solo debolmente in violetto roseo col bleu di toluidina, sono tanto infinite simalmente piccole che al loro confronto le granulazioni tingibili delle cellule ramificate sono, per quanto piccole, relativamente enormi.

È d'uopo perciò pensare che le granulazioni cellulari di cui si è parlato subiscano, una volta uscite dalla cellula, delle trasformazioni speciali fisico-chimiche in seguito alle quali passano a far parte integrante della sostanza vitrea normale.

Ma ho già detto che solo una piccola parte di queste granulazioni passa nella sostanza vitrea. La maggior parte subisce già dentro alla cellula la loro metamorfosi.

Infatti, si è visto che queste granulazioni tingibili sono nella cellula vitrea tanto meno numerose quanto più la zona protoplasmatica che si considera è lontana dal nucleo. È d'uopo perciò pensare che esse già dentro alla cellula si trasformino, cambiandosi probabilmente in quella sostanza non tingibile che riempie le lacune paraplasmatiche superficiali e che infine è poi versata nella sostanza vitrea fondamentale.

Usando, invece della toluidina, della tionina o dell'ematossilina, la triplice colorazione Biondi-Heidenhain, si vede che in queste cellule ramificate il nucleo si colora in verde pallido, il nucleolo in verde oscuro, le granulazioni protoplasmatiche, dianzi descritte, anch'esse in verde oscuro, lo spongioplasma in roseo pallido. Nelle cellule subglobose le goccie jaline restano incolori. Usando invece il liquido di Bergonzini, il nucleo delle cellule ramificate si colora in verde pallido, il nucleolo in verde oscuro, le granulazioni mucigene in verde oscuro, il protoplasma in verde pallidissimo con sfumature rosee; la sostanza vitrea fondamentale in rosa-giallastro pallidissimo; le goccie jaline delle cellule subglobose restano incolori.

Un reperto dimostrativo si ha fissando il vitreo con sublimato corrosivo e colorando con toluidina.

Il nucleo si colora in bleu-violaceo, il protoplasma in azzurro-verdastro pallido con granulazioni più oscure.

La sostanza vitrea fondamentale contiene una quantità di finissime granulazioni color bleu-verdastro. Molte cellule rotondeggianti presentano la bolla jalina perfettamente incolore o color lilla pallidissimo. Questa stessa tingibilità, nulla o debolissima, ha la parte liquida della sostanza vitrea intercellulare.

Un altro fenomeno, infine, che queste cellule presentano è la clasmatosi. Spesse volte gli estremi distali dei loro prolungamenti si staccano e si dissolvono nella sostanza fondamentale, press'a poco come avviene nell'uomo. È specialmente nell'adulto che il processo clasmatocitico è distinto (v. fig. 23, 25).

Aggiungo infine, per ciò che riguarda la frequenza delle cellule ramificate, che queste si mostrano tanto più numerose e sviluppate quanto più il feto è vicino al momento della niscita e che continuano a crescere ancora numericamente nei primi tempi della vita estrauterina, tanto che in gatti di 15 e di 25 giorni le ho trovate più fitte, più regolarmente disposte e più ramificate che in gattini appena nati o di pochi giorni di vita. Nell'animale adulto poi non esistono che cellule di questa specie.

Esse si presentano invece tanto più scarse e meno ramificate quanto più di tempo manca al feto per vedere la luce; di guisa che

nei feti nei quali il sistema pilifero è a metà sviluppo, mancano affatto, mentre prevalgono le altre forme cellulari.

Ma più precisi dati a questo proposito ci saranno forniti da ciò che si osserva nei feti di cavia.

In una serie di gattini cogli occhi ancora chiusi, dell'età di 7—10 giorni, il cui vitreo era stato trattato con acido osmico 1 $\frac{00}{00}$ e colorato con muci-emateina di Grübler ho osservato i seguenti fatti: jaloide anista, priva di vasi che numerosi esistono nella capsula pericristallinica. Nello strato superficiale del vitreo esistono numerose cellule con nucleo in generale sferico, provvisto di distinto nucleolo e di reticolo cromatinico, talora ricco di nucleoplasma e perciò più pallido, talora più povero e più tingibile. Il corpo protoplasmatico, irregolare, è piuttosto ampio (10—20 μ) e lobato, incolore, cosparso di piccole granulazioni sferiche color azzurro-violaceo. In qualche cellula sembra di vedere 2 nuclei, ma in generale si tratta di un vero nucleo e di un grosso granulo tingibile la cui genesi è nucleare. Esistono tutte le fasi di passaggio, nei miei preparati, fra un piccolo granulo tingibile collegato col nucleo mercè un peduncolo incolore che sembra un prolungamento della membrana nucleare (le fig. 11 e 15, che però si riferiscono al vitello, possono darne un'idea) e un granulo grosso quasi come il nucleo ancora collegato con quest'ultimo e infine con un grosso granulo libero. Questo granulo, la cui genesi, come si vede, è identica a quella che Ogata ha trovato pei paranuclei delle cellule pancreatiche, lo ritengo destinato a formare le granulazioni tingibili piccole del protoplasma. Non escludo, con ciò, che esistano anche cellule binucleate, ma nel gattino questo reperto è raro. Nella zona di Zinn la struttura cambia. Quivi la jaloide è fibrosa, a fibre radiali, disposte su due piani. Sulla faccia profonda del piano più profondo, in contatto col vitreo, le cellule vitree sono modificate. Esse sono appiattite, a corpo privo di granulazioni tingibili, allungato nel senso delle fibre; a nucleo pallido, con reticella di estrema finezza, con distinto nucleolo e fortemente allungato nel senso delle fibre zonulari. Manca in queste cellule qualsiasi traccia di fenomeni secretivi.

Questa è adunque la struttura che mi è riuscito di riscontrare

nel corpo vitreo del gatto neonato ed adulto, struttura che si può riassumere brevemente in questi termini:

„*Corpo vitreo* che trattato coi reagenti fissatori (alcool $^1/_3$, bicromato osmico, sublimato corrosivo) si coagula in una massa emisferica gelatiniforme che resta unita al cristallino e ai processi ciliari.

Jaloide anista fittamente cosparsa di granulazioni tingibili a guisa del protoplasma.

Strato superficiale (o sottojaloideo) del vitreo presentante piccole cellule sferoidali, cellule subglobose a bolle di sostanza jalina e poche cellule a granuli tingibili, ramificate ma non anastomizzate e presentanti fenomeni di clasmatosi nel gattino neonato; solo cellule ramificate e clasmatocitiche nel gatto adulto.

In quest'ultimo le cellule ramificate hanno un protoplasma molto spugnoso e un corpo cellulare talora ramificatissimo e come immedesimato colla sostanza fondamentale (v. fig. 27, 28). Talora la forma è meno arborescente e più raccolta, ma la tessitura intima è sempre assai lassa. Il nucleo è più piccolo e più fortemente tingibile che negli animali giovani. Oltre a ciò nell'adulto le cellule vitree aderiscono intimamente alla jaloide tantochè levando questa tutte le cellule la seguono, mentre nel gattino giovane esse aderiscono al vitreo restandovi negli strati superficiali anche dopo levata la jaloide.

Strati profondi del vitreo formati esclusivamente di sostanza fondamentale nella quale solo casualmente si trova qualche piccola cellula sferoidale.

Debbo poi aggiungere che anche nel gatto ho trovato lembi di cellule endotelioidi analoghe a quelle già descritte nell'uomo; senonchè nel gatto esse sono notevolmente più grandi. Anche qui non mi è ancora riuscito di determinarne la sede.“ [1])

Essenzialmente diversa è la struttura del corpo vitreo embrionale e fetale. Se si esaminano dei feticini che ancora si trovano dell'utero materno mancando parecchi giorni alla nascita, e, ancora di più, se si

[1]) Ulteriori ricerche mi farebbero credere che queste cellule endotelioidi si trovano sulla faccia esterna della jaloide. Questo reperto estenderebbe ai Mammiferi quanto trovò negli Anfibi (Hyla) V. Ciaccio, il quale pensava che lo spazio sotto-jaloideo fosse omologabile ad un sacco linfatico. A questo proposito però sono necessarie nuove ricerche. (Aggiunta fatta alle bozze di stampa.)

osservano feti in fasi anche meno progredite di sviluppo, si rilevano dei fatti sostanzialmente interessanti.

Innanzi tutto, dal punto di vista macroscopico, si vede che se si conservano dei corpi vitrei di tale provenienza nei liquidi di conservazione più volte citati (alcool di Ranvier, bicromato osmico, sublimato, acido picrico etc.), essi, in cambio di assumere quella forma emisferica e quella consistenza gelatinosa che presentano, in identiche condizioni, quando provengono da feti quasi a termine e da animali adulti, perdono qualsiasi consistenza e si riducono quasi a zero. Non resta allora all'osservatore che un viluppo di vasi inframezzato e collegato da pochi elementi istologici configurati e quasi affatto privo di sostanza intercellulare amorfa. Dal punto di vista istologico, si rileva, oltre all'anzidetta assenza della sostanza fondamentale e oltre alla presenza di numerosi vasi sanguigni, la completa assenza di un rivestimento membranaceo del vitreo e la scarsità di elementi cellulari liberi, trovandosi, in queste epoche precoci di sviluppo, quasi tutte le cellule applicate ai vasi.

Questo reperto che nel gatto dimostra il maggior o minore grado di sviluppo ontogenetico, non ha lo stesso valore in tutti i mammiferi. Per non parlare che di quelli da me osservati, nella cavia e nel riccio, ad esempio, il vitreo è ancora ricchissimo di vasi, povero di sostanza vitrea coagulabile e di cellule vitree libere all'atto della nascita, mentre abbiamo visto che nel gatto appena neonato il vitreo è già privo di vasi e possiede un regolare strato di cellule vitree subjaloidee e una sostanza vitrea fondamentale che coll'uso dei reagenti fissatori si coagula e acquista una consistenza gelatinosa. Anzi nella cavia e nel riccio il corpo vitreo resta per tutta la vita assai poco consistente e coagulabile. Io non posso fare a meno che mettere in rapporto questi due fatti e pensare che la formazione della sostanza vitrea fondamentale, coagulabile, coincida colla scomparsa dei vasi sanguigni e specialmente col costituirsi di un ricco strato di cellule vitree subjaloidee.

Ma a questo proposito credo bene di passare alla descrizione di quanto ho osservato nel riccio, nella cavia, nel vitello etc.

Riccio (Erinaceus europeus).

Ho avuto a mia disposizione solamente una femmina adulta e una nidiata di quattro piccoli di pochi giorni.

a) Occhio di neonato con palpebre ancora chuise. Fissato in liq. di Flemming e colorato con toluidina.

La sostanza fondamentale, assai scarsa, è formata da minutissime granulazioni poco colorate, le quali orientandosi in tutte le direzioni costituiscono una finissima reticella spugnosa. Fra le granulazioni esiste una sostanza liquida incolore. Non si scorgono fibrille.

Le cellule libere che si osservano hanno corpo rotondeggiante che però manda tutt'intorno dei sottilissimi e brevi prolungamenti appuntiti. Il protoplasma di queste cellule è finamente granuloso. Alla superficie del corpo cellulare l'aspetto granuloso si fa più distinto e i granuli protoplasmatici sembrano continuarsi nella direzione delle serie lineari delle granulazioni della sostanza intercellulare. Specialmente i sottili prolungamenti protoplasmatici sembrano far capo alle fila dei granuli intercellulari, cosicchè queste fila appaiono irregolarmente orientate, con direzione radiale, attorno alle cellule.

Si osservano, oltre ai citati elementi, numerosi vasi sanguigni. Nell'interno di questi, le emazie sono completamente incolori; i globuli bianchi, invece, hanno nucleo colorato in bleu.. Alla loro superficie esterna sono poi addossate numerosissime cellule a corpo protoplasmatico nudo, irregolare e a nucleo sferico od ovale, grosso e colorato in azzurro.

Queste cellule, che quà e là sono anche accumulate, danno ai vasi un aspetto bernoccoluto. Alcune di queste cellule si distaccano dai vasi e entrano nella sostanza vitrea. Fra queste cellule extravasali e i globuli bianchi endovasali vi sono molte rassomiglianze morfologiche e microchimiche, come anche in molti punti pare di vedere delle fasi di diapedesi per le quali si potrebbe pensare che i globuli bianchi del sangue siano la sorgente delle cellule applicate sulla superficie esterna dei vasi.

b) Riccio adulto. Poco di sicuro ho potuto rilevare intorno alla struttura del vitreo; non ho visto le cellule subjaloidee che ho riscon-

trato negli altri mammiferi. Alcune particolarità interessanti ho notuto invece nella limitante int. della retina. Qui ho visto chiaramente che le estremità interne delle fibre di Müller nel ramificarsi per inserirsi sulla limitante, abbracciano strettamente i vasi sanguigni, oltre a ciò ho notato sulla superficie retinica della limitante stessa e specialmente sul tragitto dei vasi, delle cellule appiatite, a nucleo piatto. Questo reperto, che per ora non posso estendere ad altri mammiferi, credo si possa collegare con quanto si osserva nella jaloide dei pesci e degli anfibi, come dirò in altro luogo.

Cavia.

Nella cavia si osserva, tanto nei feti che nell'animale adulto, che il vitreo è molto povero di mucina o di materiale coagulabile. Infatti dopo 24 o 28 ore di azione dei liquidi fissatori da me usati anche pel vitreo d'altri animali, sol. 1 : 300 acido cromico, sol. 2 $^0/_0$ di bicromato potassico + $^1/_{10}$ di sol. 2 $^0/_0$ di acido osmico, la sostanza vitrea resta ridotta a una delicatissima trama di filamenti bianchi adossata alla superficie posteriore della lente.

a) Cavia di 8 giorni d'età. Bicromato osmico e toluidina.

Jaloidea molto spessa, anista, presentante sulla sua faccia interna numerose granulazioni polimorfe poco colorate.

Cellule, poco numerose, a nucleo sferico, colorato in azzurro; citosoma con brevi prolungamenti ottusi, molti dei quali in clasmatosi. Non si vedono cellule a bolle jaline, ma solo cellule a granuli tingibili e clasmatociti.

b) Cavia neonata. (Bicromato-osmico, tionina.)

Numerosi vasi le cui cellule endoteliali hanno nucleo ellittico color viola-pallido. Alla loro superficie esterna aderiscono numerose cellule rotondeggianti, a nucleo sferico od ovoide colorato in violetto oscuro (fig. 30). Le emazie sono color verde-smeraldo. La sostanza fondamentale è finamente granulosa (sarebbe meglio dire molecolare, stante l'estrema piccolezza delle granulazioni), color violaceo pallido; pare fibrillare perchè le granulazioni in certi punti si dispongono serialmente, il che sopratutto avviene alla periferia; vere fibrille però non esistono.

Nella sostanza fondamentale delle parti profonde del vitreo non

esistono cellule isolate. Alla periferia invece ve ne sono, ma assai meno numerose che negli altri mammiferi da me studiati, eccettuato il riccio. Hanno nucleo per lo più sferico, con reticolo cromatinico fitto colorato in violetto oscuro; vicino alla faccia interna della membrana nucleare esistono quà e là alcuni grossi granuli color azzurro-verdastro; il nucleolo è pure color azzurro-verdastro.

Il corpo cellulare è piccolo con alcuni affilati prolungamenti terminati e interrotti da masse globose.

Queste cellule mostrano fenomeni secretivi che constano: *a*) in espulsione di piccoli granuli colorati in verdastro dal nucleo che nel punto corrispondente pare si provveda di un'apertura crateriforme; *b*) in separazione di masse protoplasmatiche sotto forma di brevi e rotondi pseudopodi.

La retina è già provvista di una distinta limitante interna formata dal piede delle fibre di Müller.

c) Feto lungo cm. 9,5 (acido osmico 0,50 $^0/_0$, tionina). Esistono numerosi vasi colle solite apparenze metacromatiche. Rispetto alla sostanza vitrea è d'uopo tener distinte le parti superficiali dalle profonde. Alla superficie del vitreo esiste una sottilissima membranella anista, la futura jaloidea. Questa stacca per la sua colorazione viola-ametista dalla retina che è color verde-oscuro. La sostanza della membrana jaloidea è tinta in color ametista pallido, ed è di struttura omogenea o finissimamente punteggiata; in molti punti è disposta a pliche che possono simulare fibrille. La sua superficie interna è cosparsa di zollicine sferiche o polimorfe di sostanza protoplasmatica, di vario calibro.

Le cellule, che allo stato isolato si trovano solo alla superficie del vitreo subito sotto la jaloide, sono poco numerose, hanno nucleo sferico, o leggermente ellissoide, vescicolare, con distinta membrana cromatinica colorata in violetto oscuro. Il contenuto nucleare è color ametista e presenta numerose granulazioni cromatiniche color violetto oscuro, piccole e congiunte a reticolo da filamenti lininici. Vi si scorge pure un corpuscolo sferico centrale più grosso, il nucleolo, e due o tre granuli presentanti sfumature cromatiche verdastri. Il corpo protoplasmatico è talora scarso, talora abbondante, quasi sempre irregolare, clasmatocitico.

Alcune grosse cellule hanno corpo rotondeggiante, prevalentemente accumulato a un lato del nucleo; in questa parte sono specialmente accumulate le inclusioni sotto forma di piccole granulazioni tingibili in violetto-oscuro. Il protoplasma è colorato in ametista pallido.

Molte di queste cellule poi contengono, qualunque siasi la loro forma, oltre alle piccole inclusioni granulari violetto-oscure, o un solo grosso granulo sferico, o due granuli sferici più piccoli, vicini al nucleo e colorati talora in verde intenso, talora in azzurro-verdastro.

Sono questi granuli analoghi ai grossi granuli delle cellule vitree adulte? Rappresentano una secrezione nucleare e stanno in rapporto colla formazione delle piccole granulazioni violette?

Credo di poter rispondere affermativamente a queste domande.

d) Feto cavia cm. 9,5 (sublimato, tionina). Nei vasi del vitreo si riscontra il solito aspetto: le emazie color verde-smeraldo; i leucociti col nucleo colorato in azzurro e con piccole inclusioni protoplasmatiche violette; le cellule endoteliali col nucleo color viola-pallido; le numerose cellule accumulate all'esterno dei vasi rassomiglianti per la forma e la tingibilità ai leucociti. In parecchi punti mi pare di sorprendere *in atto* il passaggio di leucociti dall'interno dei vasi all'esterno, cosicchè si potrebbe pensare che le numerose cellule estravasali derivassero per diapedesi degli elementi bianchi del sangue, il che spiegherebbe anche l'assoluta mancanza delle cariocinesi; ma di ciò riparlerò più avanti. Fra i vasi esiste una tenuissima sostanza fondamentale finamente granulosa in cui si scorge qualche rara cellula rotondeggiante a nucleo colorato in azzurro.

Alla superficie, ove la sostanza fondamentale si ispessisce in una sottilissima membrana le cui pieghe simulano fibrille, si trovano delle cellule a brevi prolungamenti. Talora i prolungamenti di queste cellule sono invece lunghi, sottili e varicosi. Sempre poi questi elementi presentano quei fenomeni di secrezione nucleare e protoplasmatica che già si sono descritti.

Nello strato superficiale del vitreo si trovano anche accumuli di piccole granulazioni che si colorano in verdastro mentre la sostanza fondamentale dove ha struttura membranacea si colora in viola-pallido.

e) Feto cavia 8 cm. Stesso aspetto che nel precedente.

f) Feto cavia 7 cm. (Bicr.-osmico, toluidina.) Fitto viluppo di vasi del solito aspetto; senonchè le cellule estravasali sono anche più fitte. Al contrario non si trovano allo stato isolato che scarse cellule rotonde. Le forme clasmatocitiche o mancano o sono scarsissime. Più frequenti invece le cellule a gocciole jaline, gocciole che, piccolissime, si osservano anche nelle cellule applicate ai vasi. Queste cellule diversificano da quelle delle fasi più avvanzate per avere un nucleo ancora più ricco di cromatina.

La sostanza vitrea fondamentale sembra essere quasi completamente acquosa non presentando, sotto l'azione dei reagenti fissatori, alcuna consistenza.

Cavia adulta.

Sostanza fondamentale del vitreo pochissimo consistente e coagulabile. Jaloide distinta, spessa e anista. Cellule subjaloidee scarsissime, con prolungamenti clasmatocitici sottili e molto varicosi (fig. 32—37). Nel protoplasma esistono grosse inclusioni che colla tionina e colla toluidina si colorano in azzurro-verdastro. Nucleo sferico, con rete cromatinica distinta colorata in azzurro violaceo, contenente uno o due nucleoli cromatinici e uno o due nucleoli che si colorano in azzurro-verdastro. Sarebbero questi nucleoli, secondo mi sembra, quelli che sostengono la parte principale nel processo della secrezione dal nucleo di granulazioni tingibili.

Coniglio adulto.

Jaloide sottile e anista; vitreo molto consistente e coagulabile. Cellule solo nello strato superficiale numerosissime e ramificate, presentanti fenomeni di clasmatosi e di secrezione analoghi a quelli già descritti per la cavia e pel gatto. Non ho potuto però osservare, come per la cavia, la presenza di nucleoli metacromatici nel nucleo, nè di grosse inclusioni, colorabili in verdastro colla toluidina, nel protoplasma.

Lepre adulto (Lepus tim.).

(Bicromato-osmico, toluidina.) Sostanza fondamentale molto consistente e coagulabile.

Jaloide anista. Sotto la jaloide grosse granulazioni polimorfe color

viola-pallido. Cellule numerosissime a nucleo rotondo, piccolo, intensamente colorato in violetto-oscuro; talora i nuclei sono due e anche tre. Citosoma grande, a forma subgloboide color violaceo-pallido, con granulazioni piccole violetto-oscuro; manda brevi ed espansi prolungamenti che si staccano per clasmatosi. In taluni punti sembra che le inclusioni violetto-oscure siano espulse dalla cellula perchè vi si trovano accumulate attorno nella sostanza intercellulare; ma forse esse sono contenute in espansioni protoplasmatiche così tenui che sfuggono alla vista.

Topo adulto (mus musculus).

(Alcool Ranvier, toluidina.) Jaloide anista. Nello strato superficiale del vitreo si trovano cellule a nucleo rotondo od ovoide, colorato in violetto, a corpo protoplasmatico piccolo provvisto di sottili e lunghissimi prolungamenti varicosi, i cui rigonfiamenti terminali sembrano continuamente staccarsi per clasmatosi. Il protoplasma, che resta quasi scolorato, contiene piccole granulazioni violette; e alcune piccole goccie jaline che si trovano alla superficie del nucleo in alcune cellule a corpo subgloboide, sembrano accennare a secrezione di questa sostanza dal nucleo o, quanto meno, alla sua formazione sotto l'influsso immediato dell'azione nucleare.

La conferma che col metodo usato i tessuti mantengono la loro struttura normale si ha nel fatto che nella cristalloide anteriore si osservano cariocinesi perfettamente conservate.

Vitello (Bos taurus).

Feto 2 mesi[1]). Bicromato osmico; ematossilina e eosina.

Strato superficiale del corpo vitreo. La sostanza fondamentale, che è già piuttosto consistente, è formata, subito sotto alla jaloide, da una quantità di sferule giustaposte (v. fig. 17), delle quali le une colorate in viola-pallido, le altre incolori e segnate solo da un cerchio debolmente tingibile. Molte cellule globose a nucleo rotondo intensa-

---

[1]) Io indico per questa specie le età che mi furono fornite dal Veterinario da cui ho ricevuto i feti, ma giudicando dai dati anatomici mi sembra che queste età debbano essere aumentate di un mese. Avevo preso la misura della lunghezza ma gli appunti relativi sono andati smarriti.

mente colorato in bleu; a corpo protoplasmatico voluminoso, spugnoso. colorato in violetto-roseo pallido, contenente grosse e piccole goccie jaline incolori (v. fig. 14, 21). La struttura sferulare della sostanza fondamentale si osserva solo sulla faccia profonda della membrana jaloidea; subito più profondamente la sostanza fondamentale ha quella struttura granulare, finamente reticolare, che già ho descritto pel gatto.

Oltre alle cellule a goccie jaline, se ne osservano altre a corpo protoplasmatico più piccolo contenente granulazioni tingibili. Le granulazioni tingibili sono in molti casi o infossate dentro la membrana nucleare o collegate con essa mediante filamenti incolori (v. fig. 11, 15).

Nelle cellule a goccie jaline, queste possono essere o piccolissime e infossate dentro alla membrana nucleare (v. fig. 14) o più grosse e discoste dal nucleo; molte volte ve ne ha una sola enorme che occupa tutto l'interno della cellula come la bolla adiposa fà nella cellula adipifera (v. fig. 21).

Il nucleo nelle cellule a citosoma piccolo con granuli tingibili è sferico, con distinto reticolo cromatinico e nucleolo; nelle cellule a goccie jaline è anche sferico, ma debolmente e uniformemente colorato e non ha più distinto nucleolo; inoltre in molti casi è spinto perifericamente dalla bolla jalina in modo da sporgere dalla superficie cellulare.

b) Feto di 3 mesi. Bicromato osmico, toluidina. Il corpo vitreo è consistente. Nello strato superficiale esistono numerose cellule globose o globoidi. Alcune a protoplasma con granuli sferici tingibili; altre con bolle jaline. Le piccole bolle jaline sono sempre addossate al nucleo. In certe cellule si osservano due o tre grosse bolle che fanno ernia dalla cellula e sono separate da tramezzi di protoplasma che partono da quella regione protoplasmatica che circonda il nucleo (fig. 13, 22). Le piccole goccie jaline sono sempre applicate sul nucleo, come se ne trasudassero e non è raro il caso di vedere il nucleo come circondato da una corona di goccioline.

Riassumendo quanto ho osservato nei feti di questa età, si hanno i seguenti dati:

Sostanza fondamentale; non contiene fibrille; consta di finissime granulazioni più dense e fortemente rifrangenti immerse in una sostanza più fluida meno rifrangente e disposte come a strettissima

reticella. Alla superficie presenta accumuli di masse grumose, che io ho già chiamato *granulazioni polimorfe*, che ancora morfologicamente manifestano la loro derivazione da masse protoplasmatiche staccatesi dalle cellule per clasmatosi e sono ancora debolmente tingibili per le granulazioni che contengono; la jaloide è anista.

Cellule; si osserva l'espulsione di goccioline jaline dal nucleo: esistono numerose granulazioni tingibili nel protoplasma; in speciali e numerose cellule esistono bolle jaline nel protoplasma le quali, in generale, confluiscono in un'unica grossa bolla centrale, la quale riduce il protoplasma a un sottile strato avvolgente che in un punto più ispessito contiene il nucleo; si osserva la fuoriuscita per deiscenza della grossa bolla jalina dalla cellula, la quale conserva la sua vitalità e ricomincia il lavoro secretivo; la fuoriuscita delle granulazioni tingibili dalla cellula non l'ho osservata e non la ritengo probabile; si osserva il distacco dalla cellula, per clasmatosi, di corti prolungamenti protoplasmatici contenenti granuli tingibili.

c) Feto di 5—6 mesi. Alcool di Ranvier, toluidina. Il vitreo sta raccolto in massa gelatinosa trasparente dietro al cristallino. Dopo l'azione della toluidina, protratta per 48 ore, presenta una spiccata metacromasia, colorandosi in color azzurro-violetto, mentre il liquido colorante è azzurro puro. Questa metacromasia era meno distinta nel vitreo dei feti di 3 mesi e ancora meno in quelli di 4 mesi. Al microscopio si osserva quanto segue.

d) Cellule a corpo protoplasmatico piccolo, con brevi e clavati prolungamenti che sembrano staccarsi per clasmatosi; il nucleo è color violetto-bluastro, grande, sferico, ricco di carioplasma; talora invece è più piccolo e più ricco di cromatina. Il protoplasma ha struttura spugnosa, contiene granulazioni tingibili molto piccole, colorate in violetto intenso. In altre cellule si osservano goccioline jaline che sembrano trasudare del nucleo. La sostanza fondamentale è finissimamente granulosa e colorata in blocco in viola-pallido. Contiene alla superficie (sotto la jaloide) granulazioni polimorfe, delle quali alcune, rassomiglianti a prolungamenti cellulari staccati, sono più colorabili delle altre nelle quali non si riconosce più tessitura protoplasmatica.

Sotto la jaloide le cellule sono abbastanza numerose contandosene

in un campo microscopico a medio ingrandimento (oc. 3, obb. 7 Koristka) circa 20—25. Alcune di queste cellule, ma rarissime, hanno un nucleo affatto piccolo uniformemente colorato. In qualche altra pare che il nucleo dopo esser passato per la fase precedente perda gradatamente la cromatina e resti come una massa raggrinzata debolmente colorabile che poi si dissolve nel protoplasma. Ignoro se queste cellule rimaste anucleate si dissolvano poi nella sostanza fondamentale. A questo proposito però mi sembra si debba tener conto di un altro fatto che è il seguente. Si incontrano alcune poche cellule a corpo biscottiforme le quali contengono due nuclei, uno per ciascun estremo ingrossato; senonchè mentre uno di essi ha distinto reticolo cromatinico e nucleolo, l'altro si mostra pallido, colorato uniformemente e a contorno dentellato e interrotto, presentando, in qualche parole, evidenti segni di degenerazione (v. fig. 16). Infine, in altre cellule, contenenti piccole granulazioni tingibili, ho visto il nucleo mandare un sottile prolungamento peduncolato, rigonfio all'estremità, dentro al protoplasma, prolungamento che suppongo destinato a staccarsi; nella regione protoplasmatica verso cui si dirige il prolungamento nucleare, le granulazioni tingibili sono più fitte (v. fig. 15).

In quale rapporto stanno fra loro questi diversi fatti? Il prolungamento nucleare è semplicemente in rapporto colla formazione e l'espulsione di granulazioni tingibili, come io ritengo, o è destinato a formare, staccandosi, un paranucleo, analogamente a quanto Ogata, Steinhaus e Ver Ecke hanno osservato nelle cellule del pancreas, nelle quali il paranucleo avrebbe per compito fisiologico la sostituzione del vecchio nucleo che cade in dissoluzione?

Se la cosa andasse in questo ultimo modo, allora nelle cellule a due nuclei che ho osservato anche nel gatto, il nucleo con apparenze cromatolitiche rappresenterebbe il nucleo vecchio; quello di aspetto normale, il nucleo neoformato; e ammettendo che la parte contenente il nucleo degenerato si staccasse si spiegherebbe la presenza di alcune cellule in via di regressione e di disfacimento.

Ma io non posseggo ancora sufficienti dati d'osservazione per rispondere in modo sicuro a questa questione e proseguo perciò nella descrizione.

Tutte le cellule posseggono nuclei sferici; nessuna nucleo polimorfo. Nella sostanza fondamentale non esistono fibrille; vi sono soltanto, alla superficie, solchi d'impronta dovuti probabilmente ai vasi retinici o jaloidei.

Anche qui nelle parti profonde non esistono che pochissime cellule rotondeggianti dentro a una sostanza fondamentale finissimamente granulosa, quale già ho descritto; la zona di formazione del vitreo è dunque alla sua superficie.

Usando, come mezzo colorante, l'ematossilina-eosina di Grübler, il protoplasma cellulare si colora tanto intensamente in bleu che non è più possibile discernere il nucleo; solo le goccie jaline restano perfettamente incolori. La sostanza fondamentale si colora in violetto pallido. Questo reperto mi conforta a credere che le piccole granulazioni del protoplasma siano di derivazione nucleare e rappresentino la prima fase della sostanza mucigena e che le goccie jaline formino la parte fluida, non tingibile, della sostanza vitrea fondamentale.

Conclusione.

Da questa prima serie di ricerche mi sembra si possa ricavare qualche nozione positiva intorno all'istogenesi del corpo vitreo. Queste nozioni si possono riassumere nel modo seguente:

1° Nel vitreo embrionale si trovano da prima numerosi vasi sanguigni sulla cui superficie esterna stanno addossate numerose cellule che per la loro struttura si mostrano analoghe ai leucociti e che, per osservarsi alcune fasi di diapedesi, si possono considerare come derivate dal sangue. Alcune di queste cellule si trovano anche isolate. La sostanza fondamentale del vitreo è molto acquosa e contiene poca o nessuna mucina.

2° In un'epoca più avanzata dello sviluppo fetale si riscontrano press'a poco le stesse disposizioni senonchè i vasi sono più discosti fra di loro, più numerose le cellule isolate molte delle quali presentano specialmente grosse bolle jaline, e la sostanza fondamentale contiene più mucina.

3° Alla nascita, o all'apertura delle palpebre, i vasi scompaiono per atrofia e alla superficie del vitreo si trova in loro posto uno

strato regolare e più o meno fitto di cellule ramificate contenenti granuli di sostanza tingibile e presentanti fenomeni di clasmatosi.

4° Tanto nelle cellule a bolle jaline quanto nelle cellule a granulazioni tingibili, il nucleo sembra prendere parte attiva alla formazione di queste inclusioni protoplasmatiche.

Da questi fatti possiamo essere autorizzati a ricavare le conclusioni seguenti.

1° Il vitreo non è un tessuto connettivo nel quale le cellule siano scomparse per atrofia, nè un semplice trasudato vasale, nè una secrezione delle cellule retiniche.

2° Esso si manifesta come un tessuto che non ha alcuna relazione di origine con quella piccola quantità di mesoblaste che è rimasta inclusa, nelle prime epoche dello sviluppo embrionale, dentro alla cupula retinale o vi è penetrata per la fissura coroidea.

3° Il vitreo è un tessuto di formazione secondaria alla cui genesi esclusivamente prendono parte i vasi sanguigni mediante i leucociti.

4° Il vitreo non perde giammai le sue cellule; queste non fanno che disporsi alla sua superficie.

5° La sostanza intercellulare del vitreo è secreta da queste cellule vitree in tutte le fasi di sviluppo; senonchè il modo della secrezione varia. Nelle prime epoche della vita fetale le cellule vitree segregano una sostanza jalina non tingibile che da prima si accumula nel loro protoplasma sotto forma di bolle jaline, poi esce per deiscenza. Nelle fasi più avanzate dello sviluppo a questo processo si associa la formazione di granuli di sostanza tingibile e il distacco, per clasmatosi, di prolungamenti protoplasmatici. Dopo la nascita non si osserva più che l'ultimo modo.

6° Ritengo, ma senza esserne finora ben certo, che le bolle jaline diano origine alla parte acquosa del vitreo; i frammenti protoplasmatici staccati per clasmatosi e contenenti le granulazioni tingibili alla parte più densa e specialmente alla mucina.

Una breve nota che farà seguito immediatamente a questa conterrà i risultati di una serie eguale di ricerche eseguite sul vitreo di alcuni Uccelli, Rettili, Anfibi e Pesci.

Chieggo, intanto, scusa al lettore pel disordine con cui queste osservazioni sono da me riferite e per la poca perfezione artistica delle figure. Potendo disporre di pochi mezzi io non posso fare di meglio; ma spero che altri istologi, con più ricchezza di sussidi tecnici, controlleranno queste ricerche sotto l'indirizzo da me loro dato, in modo tale che si riesca finalmente a dare una interpretazione sicura a questo tessuto fin qui tanto discusso.

Autori citati.

1. Babuchin, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Auges. Würzburger naturw. Zeitung. Bd. IV.
2. Bowmann, Lectures ... on the retine and the vitreous Humor. London 1848.
3. Brücke, Anatomische Beschreibung des menschlichen Augapfels. Berlin 1847. — Ueber den inneren Bau des Glaskörpers. Müllers Archiv. 1845.
4. Ciaccio, Del modo come si formano le vescichette primarie degli occhi etc. R. Accad. d. Sc. di Bologna. 1892.
5. Carini, Osservazioni sull'origine del vitreo. Monit. zool. italiano. 1899. Anno X.
6. Cirincione, Sui primi stadi dell'occhio umano. Giorn. d. Assoc. napolet. med.-nat. 1891.
7. Fol, Lehrbuch der vergl. Anat. Leipzig 1884.
8. Hertwig, Traité d'Embriologie. Paris 1891.
9. His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Leipzig 1868. — Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875.
10. Hannover, Bidrag til Ojets Anatomie. Kiöbenhaven 1850.
11. Kessler, Untersuchungen über die Entwickelung des Auges. Dissertation. Dorpat 1871. — Zur Entwickelung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig 1877.
12. Keibel, Zur Entwickelung des Glaskörpers. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1886.
13. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 1877 u. 1896.
14. Ivanoff, Zur normalen und pathologischen Anatomie des Glaskörpers. Archiv f. Ophthalmol. Bd. XI.
15. Lieberkühn, Ueber das Auge des Wirbeltierembryo. Cassel 1872.
16. Potiechin. Ueber die Zellen des Glaskörpers. Virchows Archiv. 1878. Bd. LXXII.
17. Ranvier, Des vaisseaux et des clasmatocytes de la hyaloide de la grenouille. C. R. de l'Acad. de Sc. Paris 1892. T. CXV.

17[1]. — Traité d'Histologie. Paris.

18. Retzius, Ueber den Bau des Glaskörpers etc. Biolog. Untersuchungen. 1894. — Svil. e strutt. del vitreo in diverse età. Ergebnisse di Merkel e Bonnet. 1898. Referat di Kallius.
19. Schöler, De oculi evolutione in embryonibus gallinaceis. Dorpat 1848.

20. Schwalbe, Glaskörper. Handbuch d. Augenheilkunde von Graefe u. Saemisch. Bd. I.

21. Tornatola, Sull'origine e la natura del vitreo. Arch. di Oftalmologia. 1897. Vol. V. Fasc. 3—4.

22. R. Virchow, Ueber den menschlichen Glaskörper. Archiv f. path. Anatomie. Bd. V. — Ueber die Zellen des Glaskörpers. Archiv f. mikr. Anatomie. 1884.

23. Zernoff, Ueber die Entwickelung der Linsenkapsel. Russische kriegsärztl. Zeitschr. 1871. — Zur Entwickelung des Auges. Centralbl. f. d. med. Wissenschaften. 1872.

(Aus dem physiologischen Institut zu Strassburg.)

Kritisches zur Zell- und Kernteilungstheorie.

Von

Albrecht Bethe.

(Nach einem Vortrag.)

Seit einigen Jahren brennt ein heftiger Streit zwischen einer mechanischen und einer dynamischen Auffassung der Zellteilungsvorgänge, zwischen den Fadentheorieen und den Centrosomentheorieen. (Auf die Sonderstellung Fischers soll später eingegangen werden.) Es scheinen mir nun bei dem Kampf eine Anzahl von pflanzenphysiologischen und tierphysiologischen Arbeiten unberücksichtigt geblieben zu sein, die einen entscheidenden Wert für die Frage besitzen, ja bei deren Berücksichtigung nach meiner Meinung die eine Gruppe dieser Theorieen überhaupt nicht hätte aufkommen können, denn ein Teil jener Arbeiten ist schon ziemlich alten Datums. Ich will es gleich sagen: Ich meine die Fadentheorieen. Aber auch abgesehen von diesen physiologischen Arbeiten, ist es mir nicht ganz verständlich, wie man aus den Resultaten der rein morphologischen Arbeiten zu den gekünstelten Vorstellungen gelangen konnte, aus denen sich die Fadentheorieen zusammensetzen, denn sie machen den Kern- und Zellteilungsprocess gar nicht verständlich.

Selbst wenn man mit Drüner und Meves annimmt, dass ein Teil der Fäden stemmende Wirkung, ein anderer ziehende Wirkung ausübt, so ist damit der Process der Kernteilung noch lange nicht möglich.

Damit die Bewegung der vorhandenen Massen (der Chromosomen der Centralkörper und des durchzuschnürenden Protoplasmaleibes) in der thatsächlich zu beobachtenden Weise stattfände, müssten noch eine Menge Hülfsannahmen zu den schon vorhandenen gemacht werden: die Function der Fäden müsste je nach Bedürfnis wechseln und ihr Ansatzpunkt an der Zellperipherie sich verändern können (z. B. bei der Einstellung der Spindel). Der Mechanismus würde so compliciert, dass zu seiner Regulierung ein eigenes Nervensystem von hoher Vollendung nötig wäre. Es giebt, soweit sich das überblicken lässt, keinen Reflexvorgang, der eine solche Anzahl von antagonistisch wirkenden Muskeln in so genau abgemessener Correlation erforderte, wie die Fadentheorie dies von den achromatischen Fäden verlangt. Wohl kaum ist zu erwarten, dass ein solcher Spiritus rector in jeder kleinen Zelle Platz hat. Nun muss man aber noch bedenken, dass der ganze Mechanismus auch unter pathologischen Verhältnissen ausgezeichnet functioniert, dass z. B. bei Tetrastern sich die Spindeln in ganz typischer Weise ausbilden, gerade als wenn sie es nie anders gemacht hätten. Dass hierbei die Function der einzelnen Fasern eine ganz andre sein muss als bei der normalen Kernteilung, das ist ja ganz klar. Wer leitet den Vorgang? Bei keinem nervösen Process kennen wir eine derartig schnelle Anpassung an neue Verhältnisse. — Wir werden deswegen getrost annehmen dürfen, dass wir es hier mit Bewegungen zu thun haben, zu denen die muskulären Bewegungen eine sehr schlechte Parallele bilden.

Im rein morphologischen Gebiet ergeben sich aber auch noch andere Einwürfe gegen die Fadentheorie; so widersprechen ihr z. B. die Ergebnisse, welche die Untersuchung der Syncytien zu Tage gefördert hat. Es ist nicht einzusehen, wo die organischen Radien — oder wie man sonst jene Gebilde nennen will — sich ansetzen sollen, da ja eine Zelloberfläche fehlt und eben jene Strahlen sich im losen Protoplasma verlieren. Einen, wenn auch noch so unsicheren Insertionspunkt müssen nun aber alle durch Druck oder Zug wirkenden Kräfte haben. Dieser ist immer stillschweigend in der Zellperipherie angenommen worden, wenngleich sehr häufig gar keine oder nur sehr wenig Strahlen bis zur Zelloberfläche zu verfolgen sind. Durch die

leichte Sichtbarkeit der Strahlen wurde man bei rein morphologischer Betrachtungsweise der Verhältnisse so energisch auf eine aktive (mechanische) Rolle der sogenannten achromatischen Fäden gestossen, dass man an gar keine andere Möglichkeit dachte und ein Festsitzen der Polstrahlen (organischen Radien etc.) an der Zelloberfläche dort, wo man sie sah, und dort, wo man sie nicht sah, als selbstverständlich annahm.

Gerade dieser Ansicht widersprechen nun einige ältere und auch neuere Arbeiten aufs deutlichste, Arbeiten, die zum Teil verfasst sind, als die Fadentheorien erst im Entstehen begriffen waren. Vor allem ist hier die Arbeit von Stahl (Einfluss der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der Equisetensporen: Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. 1885. Bd. III) zu erwähnen. Bei der ersten Teilung entsteht eine grosse, viel Chlorophyl enthaltende Zelle (Protalliumzelle), und eine kleinere mit wenig Chlorophyl (Wurzelzelle). Die Teilungsaxe steht nun immer parallel zur Richtung der Lichtstrahlen, wie man auch der Zelle drehen mag. Wären die achromatischen Fäden fest an der Zelloberfläche befestigt, so müsste eine solche willkürliche Beeinflussung der Richtung, in der sich die Spindel einstellen soll, unmöglich sein. Dasselbe geht auch aus dem von Pflüger (Pflügers Archiv. 1884. Bd. XXXIV) zuerst gemachten Versuch hervor, Froscheier in Zwangslage oder im Zustande der Compression sich teilen zu lassen (siehe auch Roux, Hertwig, Driesch, Ziegler etc.). Am beweiskräftigsten scheinen mir aber nach dieser Richtung hin Zieglers Beobachtungen an Nematoden (Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1895. Bd. LX) zu sein, durch die er zeigte, dass die Spindel vor ihrer definitiven Einstellung oscillatorische Bewegungen macht. Diese Untersuchungen entziehen zunächst der konsequentesten aller Fadentheorieen, derjenigen von Heidenhain, vollständig den Boden, denn eine dauernde Aequilibrierung durch gleich lange und gleich gespannte, an der Zelloberfläche dauernd befestigte Fäden, ist undenkbar, wenn das ganze System willkürlich in der Zelle umhergetrieben werden kann. Aber auch die Ansichten, welche ein Entstehen der achromatischen Fasern während der Zellteilung annehmen und denselben aktive Thätigkeit zuschreiben, werden durch diese Beobachtungen schon sehr ins Wanken gebracht,

denn einen Hauptteil des ganzen Vorganges — die Einstellung der Spindel — können sie nicht mehr durch aktive Thätigkeit der Fasern erklären, da zur Zeit der Spindelbildung, wo die Fasern schon an der Zelloberfläche befestigt sein müssten, wenn sie einen Anteil an der Einstellung haben sollten, die Einstellung noch willkürlich beeinflusst werden kann, vor allem die Spindel auch natürlicherweise noch Schwankungen erheblicher Art ausführt. (Auf die Hülfshypothese, dass die Zelle in einer Hülle freibeweglich angebracht sei, verlohnt es sich wohl kaum einzugehen.) Sehr bedeutungsvoll ist auch die Beobachtung, dass bei solchen Objecten, bei denen die Strahlung während des Lebens zu sehen ist (Eier von Nematoden und Echiniden), die Strahlung erst die Zellperipherie erreicht, nachdem die Spindel sich eingestellt hat (Ziegler). Da die Strahlungen durchaus deutlich sind, so wird man kaum einwenden können, dass beim frischen Object am Anfang der Teilung und *nur* am Anfang der Teilung! das Bild ein unvollständiges ist.

Erreicht schon der Hypothesenbau eine schwindelnde Höhe, wo es sich darum handelt die normale Zell- und Kernteilung auf Grund einer mechanischen Fadentheorie zu erklären, so würde die Theorie zur Phantasterei ausarten, wollte man auch die Verhältnisse unter anomalen Bedingungen mit ihr in Einklang bringen. Dies ist im Ernst auch nie versucht worden. Da ja aber die abnormen Vorkommnisse ebenso vollgültige naturwissenschaftliche Thatsachen sind, wie die normalen, so muss an ihnen jene Gruppe von Theorieen endgültig scheitern.

Ich will von den verschiedenen, hier in Betracht kommenden Arbeiten nur zwei erwähnen: Im Jahre 1890 veröffentlichte O. Hertwig (Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXIV) eine Arbeit, in der er Versuche über die Teilung von Echinideneiern nach Kälteeinwirkung beschreibt. Liess er die Eier während des Monaster-Stadiums sich für 15—20 Minuten auf —1° bis —4° C. abkühlen, so verschwand die Polstrahlung und die Spindel; die Chromosomen blieben ruhig liegen. Beim Wiedererwärmen trat die achromatische Figur wieder auf und die Teilung ging ruhig weiter. Dauerte die niedrige Temperatur länger (2—3 Stunden), so verschmolzen beim Wiedererwärmen

die Chromosomen mit einander, es entstand ein ruhender Kern, der sich dann in etwas abnormer Weise aber mitotisch teilte.

Zu ganz ähnlichen Resultaten gelangte Gerassimoff im Jahre 1892 (Bullet. d. l. soc. imp. d. nat. d. Moscou) bei Conjugaten. Wird im Anfang der Kariokinese abgekühlt, so bildet sie sich beim Wiedererwärmen zurück. Wird auf dem Stadium des Muttersterns abgekühlt, so schreitet die Teilung nicht weiter fort. Beim Wiedererwärmen geht der Teilungsprocess entweder ruhig weiter oder der Kern tritt wieder ins Ruhestadium und teilt sich dann meist direct.

Man stelle sich vor, was für eine Menge Annahmen gemacht werden müssten, um diese Vorgänge mit Hülfe der Fadentheorieen verständlich zu machen! — Die Fadentheorieen fassen den Zellteilungsvorgang auf als eine Art complicierten Reflex. Nun soll dieser Reflex rückwärts gehen können! Das ist etwas ganz unerhörtes, etwas nie Gesehenes. Selbst bei denjenigen Thätigkeiten, die wir mit Hülfe des sogenannten Willens ausführen, ist es nur nach langer Uebung möglich, die Thätigkeit rückwärts auszuführen. Und die „unwissende“ Zelle soll das ohne weiteres können? . . . Aber abgesehen davon: Die Hertwig'schen Bilder geben uns direct den Beweis, dass die Fäden nichts Zuständliches sind, wie es auch die toleranteste Fadentheorie verlangen müsste, sondern nur der Ausdruck eines Geschehens. Wie könnten sonst die Fäden verschwinden und wiedererscheinen?

Solche Versuche können der exacten Erforschung der Teilungsvorgänge zehnmal besser dienen, als eine ganze Reihe von Arbeiten rein morphologischer Natur, denn wir haben es hier mit physiologischen Vorgängen zu thun, die durch Zustandsbilder — und das sind die morphologischen — immer nur eine sehr unvollkommene Lösung erfahren können. Hertwig hat sich hier eine weise Mässigung auferlegt und nicht versucht, aus den Thatsachen gleich eine Theorie der Zellteilung aufzurichten, sondern nur die Schlüsse gezogen, die notwendigerweise gezogen werden mussten, dass nämlich die achromatischen Fasern nur der Ausdruck von Bewegungsvorgängen, gewissermaassen Kraftlinien seien. Aber ohne Wirkung! Den Gipfelpunkt erreichten die schon längst ad absurdum geführten Fadentheorieen erst viel später.

Auf Grund von Analogien zwischen Kernteilungsbildern und Bildern, welche er an künstlichen Schäumen sah, hat auch Bütschli den Schluss gezogen, dass die achromatischen Fasern nicht das Wirkende, sondern Ausdruck von Wirkungen seien. Auch einige andere haben sich, wie bekannt, in diesem Sinne ausgesprochen. Am energischsten ist aber in neuerer Zeit Ziegler für diese Ansicht eingetreten. Seiner experimentellen Befunde ist zum Teil schon gedacht worden. Hier soll zunächst noch erwähnt werden, dass er, basierend auf dem von Hertwig gezogenen Vergleich, zwischen Kernteilungsbildern und magnetischen Kraftfiguren magnetische Bilder herstellte, welche den Zellteilungsbildern ausserordentlich ähnlich sehen (Ziegler, Verhandl. der Deutsch. zoolog. Gesellsch. 1895).

Gegen diesen Vergleich ist von Meves (Referat über: Zellteilung. Ergebnisse der Anatomie etc. 1898. Bd. VIII) der Einwand erhoben worden, dass Kraftlinien sich nicht überschneiden könnten, die Polstrahlen dies aber sehr häufig thäten; es könnten daher die achromatischen Fäden nicht Ausdruck von Kräften sein. Allerdings überschneiden sich Kraftlinien nicht, die durch attractive Wechselwirkung zwischen zwei oder mehreren Kraftcentren entstehen, wie dies bei magnetischen Kraftbildern der Fall ist. Wirkungslinien überschneiden sich aber überall dort, wo sie der Ausdruck von Energie sind, die von verschiedenen Punkten emittiert wird, ohne dass dabei attractive Beziehungen zwischen den Emissionscentren bestehen. So durchkreuzen sich z. B. Lichtstrahlen, die von zwei verschiedenen Lichtquellen ausgehen, ohne weiteres, ebenso Schallwellen etc. Für das vorliegende Thema wichtiger sind aber die Durchkreuzungen chemischer Wirkungslinien. Diese sind unschwer an jeder übersättigten Salzlösung zu demonstrieren. Nimmt man z. B. eine übersättigte Glaubersalzlösung und berührt die Oberfläche mit einem Glaubersalzkrystall, so schiessen sofort von dem Berührungspunkt ausgehend, Krystalle strahlig nach allen Seiten an. Wiederholt man dasselbe Experiment in der Weise, dass man zwei Krystalle an getrennten Stellen eintaucht, so schiessen von beiden Krystallreihen an, die sich ohne weiteres überschneiden.

Es ist eins der Verdienste des Fischer'schen Buches (Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899) gezeigt zu

haben, dass auch bei der Fällung von Eiweisslösungen strahlige Figuren entstehen können. Fremdkörper, die sich in einer Eiweisslösung befinden, können als Ausgangspunkt, gewissermaassen als Krystallisationspunkt, für solche fädigen Ausfällungen dienen (Fremdstrahlung); es kann aber auch bei lokaler Application des „Fixierungsmittels“ zu einem strahligen Anschiessen der Fällungsproducte, von der Angriffsstelle des Fixierungsmittels ausgehend, kommen (Selbststrahlung). Fischer meint nun, dass die Fremdstrahlung bei den Kernteilungsfiguren keine Rolle spiele, wohl aber die Selbststrahlung, indem nämlich bei der Auflösung der Kernmembran Stoffe aus dem Kern in das Protoplasma austräten, die zu einer Ausfällung von Eiweisskörpern führten. Wenn ich Fischer recht verstehe, so denkt er hier in erster Linie an Aussalzung. So plausibel die Fischer'sche Ansicht auf den ersten Blick auch erscheint, so stellen sich ihr bei genauerer Betrachtung doch wesentliche Bedenken entgegen. Handelte es sich in den achromatischen Fäden um intra vitam ausgefälltes Material, so müssten diese weichen Fäden bei den doch ganz sicher in der sich teilenden Zelle vorgehenden Bewegungen verschoben werden, und der Erfolg dieser Verschiebungen müsste an den Präparaten sichtbar sein. So müsste man z. B. die sogenannten Halbspindelfasern auf dem Stadium der Tochtersterne ganz zusammengeschoben finden, da sie zur Zeit der Ausfällung (Mutterstern) weit, jetzt aber kurz ausgespannt sind. Davon ist aber gar nicht die Rede. Sie sind auf dem Stadium der Tochtersterne in der Regel eben so geradlinig, wie auf früheren Stadien. Auch mit den Resultaten Hertwigs am abgekühlten Seeigelei ist die Annahme Fischers nicht vereinbar. Wie schon erwähnt, verschwinden bei der Abkühlung die achromatischen Fäden vollkommen. Wären sie ausgefälltes Material, so würde dies Verschwinden recht unverständlich sein, denn wir kennen sehr wenig Ausfällungen, die beim Abkühlen sich im Fällungsmittel wieder lösen. Ganz unverständlich wäre aber das Wiederauftreten der Fäden beim Wiedererwärmen, das Hertwig beobachtet hat. Während der Zeit der Abkühlung muss das ausfällende Mittel sich längst in der ganzen Zelle gleichmässig verbreitet haben, sodass bei seiner, durch die Erwärmung

wieder hervorgerufenen Wirkungsfähigkeit, die Ausfällung eine diffuse sein müsste.

Die übrigen Ansichten Fischers über die Kern- und Zellteilung weisen den gleichen Mangel auf. Einige Thatsachen harmonieren mit ihnen, andere nicht. So bestreitet Fischer, dass den Centrosomen eine besondere Rolle bei dem Teilungsprocess zukommt, und erklärt sie für nichts anderes, als die aus dem aufgelösten Kern herausgeworfenen Nucleoli. Botanische Objecte sprechen für diese Anschauung; die tierischen Befunde widerstreiten ihr fast ausnahmslos. Es giebt Zellen genug, die bei der Teilung Centrosomen zeigen, die aber entweder gar keine Nucleoli oder nur einen besitzen. Es sind aber für die Fischer'sche Annahme zwei nötig.

Gern soll zugegeben werden, dass die morphologischerseits erhaltenen Bilder vom Centrosom und der „Attractionssphäre" nicht ein Abbild der Natur sind, und wenigstens in vielen Fällen das Product einer Spiegelfärbung darstellen. Dass aber die Stelle, welche sich im gefärbten Präparat als Sphäre kundthut, eine besondere und wichtige Rolle für den Teilungsprocess besitzt, das geht doch wohl unzweifelhaft aus den Befunden Boveris (Sitzungsber. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. 1897) und Zieglers (Arch. f. Entwickelungsmechanik. 1898) hervor, welche beide bei Seeigeleiern eine Strahlensonne ohne Begleitung eines Kernes in eine Teilhälfte des Eies treten und sich dort weiter teilen sahen, Ziegler sogar mit consecutiver Zellteilung! Auch aus diesem Befunde wird es ja offenbar, dass die Strahlungen nicht durch Ausfällung von Stoffen entstehen, die dem *Kern* entstammen, da keiner mehr vorhanden ist. Wenn sich bei manchen pflanzlichen Objecten die Fäden nicht in einem Punkt oder nur in einem virtuellen Punkt schneiden, so ist dies kein Grund den erwähnten Befunden gegenüber die dynamischen Fähigkeiten der Sphären-Mittelpunkte dort zu leugnen, wo sie reell vorhanden sind. Dies weist viel eher darauf hin, dass es vorläufig vergeblich ist, einen gemeinsamen Teilungsmodus für alles zu finden, was Zelle genannt wird, in Wirklichkeit aber vielleicht sehr wenig mit einander zu thun hat.

Schliesslich hat Fischer noch die Ansicht aufgestellt, dass das Auseinanderrücken der Chromosomen möglicherweise nur durch die

überall vorkommenden Protoplasmabewegungen zu Stande käme, vielleicht auch durch das Zellwachstum zu erklären sei. Auch gegenüber dieser Ansicht ergeben sich Bedenken aus einer Arbeit, welche Fischer selber in seinen Litteraturangaben erwähnt. Demoor (Archives de Biologie. 1895. T. XIII. p. 163) fand nämlich, dass bei Tradescantiahaaren Abkühlung auf 3—4° C., ebenso wie Entziehung des Sauerstoffs durch Uebertragen in Wasserstoff oder durch Luftverdünnung die Karyokinese nicht verhindert, während die Protoplasmabewegung aufgehoben wird. (Dass gerade bei diesem Object die Protoplasmabewegung sehr schnell zum Stillstand zu bringen ist, zeigt die Arbeit Kühnes [Zeitschr. f. Biologie. Bd. XXXV].) Man sieht daraus, dass jedenfalls durch die „normalen" Bewegungen des Protoplasmas die Chromosomen nicht von einander entfernt werden. Auch ist es wohl unwahrscheinlich, dass es durch das Wachstum der Zellen geschieht, denn es müsste dann zum mindesten angenommen werden, dass das Wachstum in der Zellmitte in einem ganz unverhältnismässig schnellen Tempo stattfände, zu welcher Annahme bisher nicht der geringste Grund vorliegt. Ausserdem giebt es Zellen genug, die während der Teilung nicht wachsen.

Nach der augenblicklichen Lage unserer Kenntnisse scheint es mir nicht zweifelhaft, dass die „Fadentheorieen" ihre Rolle ausgespielt haben. Man wird sie von engagierter Seite noch einige Zeit verfechten und sie dann ganz fallen lassen. Das Feld gehört dynamischen (das Wort ist als Gegensatz zu mechanisch schlecht gewählt) Theorieen, d. h. solchen Erklärungsarten, die von einer activen (muskelähnlichen) Function der achromatischen Fäden absehen, dieselben nur als Ausdruck von Wirkungen ansehen und den ganzen Zell- und Kernteilungsprocess aus chemisch-physikalischen Eigenschaften der Zellen und Kerne zu erklären versuchen. Was nach dieser Richtung bisher geschehen ist, wird man als ziemlich verfehlt ansehen dürfen. Teilweise schweben die vorgebrachten Hypothesen ganz in der Luft, weil sie rein auf Analogien aufgebaut sind — so die Hypothesen von Bütschli; teilweise widersprechen sie direct den Thatsachen — so die Ansichten von Fischer. Am besten ist es wohl vorläufig, sich

hier im Hypothetisieren eine vorsichtige Reserve aufzuerlegen und nur die allernächst liegenden Schlüsse zu ziehen, wie dies Hertwig, Ziegler und wenige andere gethan haben. Die Zukunft liegt hier allein im Experiment. Von der Entwickelung der „physiologischen" Chemie soll man dabei allerdings nicht die Lösung erwarten, wie dies ja jetzt so gern bei allen schwierigen Fragen gethan wird, denn sie ist genau wie die Histologie, eine Wissenschaft des Todes, und kann daher in Fragen des Lebens immer nur von einer mittelbaren Bedeutung sein!



Gesetze der Erregung sensitiver und motorischer Gehirn- und Rückenmarksnervenleitungen und vorläufige Hinweise für Diagnostik und Therapie.

Von

Dr. Eduard Richter,
Specialarzt für Hals-, Nase- und Ohrenkrankheiten zu Plauen i. V.;
früher Privatdozent für Physiologie zu Greifswald.

(Mit 1 Figur.)

Während man früher die Meinung hatte, dass bei der Reizung gewisser Nervengebiete durch *constante* elektrische Ströme die Reizwirkung ganz ausschliesslich an die beiden Reiz übertragenden Elektroden geknüpft sei und man so z. B. von einer Anodenschliessungszuckung oder Anodenöffnungsklang oder diesbezüglichen Erscheinungen sprach, kann ich mich nach meinen an mir selbst gemachten Untersuchungen nicht mehr diesem Glauben an die Sonderwirkung dieser Elektroden*paare* anschliessen, sondern ich muss einer anderen, auch weit natürlicheren Auffassung Folge leisten, wie es aus folgenden Zeilen hervorgeht.

Mittelst eigener eigenst hergestellter Elektroden habe ich ein feststehendes Opticusgesetz[1]) für elektrische Erregung des Nervus II gefunden. Von diesen Elektroden besteht die eine aus einem ca. 16 cm langem dünnen, umsponnenen Draht, welcher vorn geknöpft endigt. Dieser geknöpfte Teil ist etwas abgebogen, sieht also wie ein Ohrkatheter aus und wird nach Art eines solchen durch die Nase bis in den Rachen geschoben und daselbst der Knopf für das Rachendach eingestellt. Die andere Elektrode ist der Form des Auges angepasst und ist vorn teller-

[1]) Vergl. Monatsschrift für Ohrenheilkunde. 1900. Nr. 12. — Archiv für Augenheilkunde. Bd. XLIII. Heft 1.

artig. Sie dient mit dem Teller, welcher übrigens gegen verschiedene Grössen auswechselbar ist, zum unmittelbaren Aufsatz auf den Bulbus oder die geschlossenen Lider. Durch Anlegen der Elektroden in der einfachen, eben angegebenen Art und Weise kann man also zwecks Untersuchung den Bulbus oculi ohne weiteres ganz zwischen beide elektrische Pole einschalten oder wenigstens einen Strom fast ganz in der Axe des Sehnerven hindurchgleiten lassen, wie er so nahe am N. opticus und in seiner Längsrichtung noch nicht untersucht wurde.

Damit fand sich denn ein *feststehendes Gesetz der Erregung des Sinnesnerven für Sehempfindung*, insofern nämlich als, je nachdem diese elektrischen Ströme *einsteigender* oder *aussteigender* Richtung sind, sie am N. opticus ganz bestimmte Lichterscheinungen bewirken. Nicht der Kathoden*schluss* oder die Kathoden*öffnung*, nicht der Anoden*schluss* oder die Anoden*öffnung* rufen diese Erscheinungen hervor. sondern einzig und allein die *Stromesrichtung.*

So ergiebt sich am N. opticus durch aussteigende Ströme s. absteigende Ströme, also die Kathode auf dem Auge, sei es auf dem blanken Bulbus, sei es auf dem Lid, und die Anode hinter dem Auge am Rachendach — bei Schliessung dieses absteigenden Stromes nichts, bei Dauer ebenfalls nichts, nur bei Oeffnung der Kette ergiebt sich Lichterscheinung homogen über die ganze Retina, umgekehrt geben einsteigende s. aufsteigende Ströme, also die Anode auf dem Auge (Bulbus oder Lid) die Kathode hinter dem Auge bei Schliessung dieses aufsteigenden Stromes centrale Lichterscheinung mit peripherem Lichtkreis, dazwischen ein dunkleres ringförmiges Feld; Dauer dieser Stromschliessung zeigt dasselbe. Bei Oeffnung der Kette aber stellt sich Verschwinden der Lichterscheinung in völliges Dunkel ein.

Dieses Gesetz ist so typisch, dass man an ihm ohne allen Irrtum den positiven Pol oder den negativen einer constanten Kette im Finstern erkennen kann, gerade so sicher, wie die Prüfung der Pole mit Reagentien geschieht. Vorausgesetzt ist dabei obige Anordnung.

Das Gesetz tritt ausserdem ganz rein auf d. h. ohne Mitbeteiligung des benachbarten Ohres oder des anderen Auges.

Um so wunderbarer war es, als bei der folgenden Stromanordnung das Gesetz gerade umgekehrt erschien.

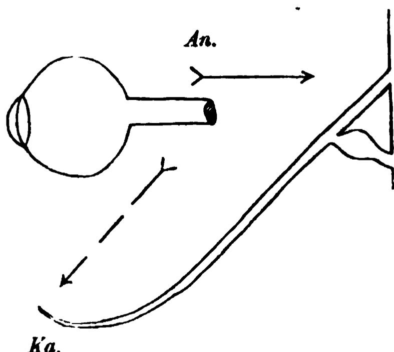
„Schob ich die Rachenelektrode durch die Nase mit bezüglicher Drehung an das Rachendach als Kathode und setzte die Plattenelektrode als Anode neben den Larynx, so drehte sich das Gesetz um; desgleichen fand ich — bei dem Platze nach gewechselten Elektroden — das umgekehrte Gesetz. Das hiess also: Hat man die Kathode auf dem Rachendach angesetzt, die Anode aber auf der Haut des Halses, so ergiebt der N. opticus nicht mehr die drei Phasen: „Lichtreizung, Lichtreizung, Dunkelheit“ sondern gerade umgekehrt „Dunkelheit, Dunkelheit, Lichtreizung“; ebenso ergab sich, wenn die Anode am Rachendach, die Kathode auf der Halshaut neben dem Larynx sass, nicht mehr Dunkelheit, Dunkelheit, Lichtreizung, sondern gerade umgekehrt „Lichtreizung, Lichtreizung, Dunkelheit“.

Woher mochte das kommen? Gingen nicht die Ströme von der Halsseite hinauf zum Bulbus des Auges resp. hinunter, um den Bulbus und Opticus zu durchqueren, und sich mit der Rachenelektrode durch den Bulbus hindurch zu verbinden? War es nicht nahezu dieselbe Versuchsanordnung, als wenn ich die Kathode auf dem Bulbus hatte, nur war sie tiefer von mir herunter auf die Halshaut gesetzt und war es nicht dasselbe, als wenn ich die Anode auf den Bulbus stellte bei der zweiten Versuchsanordnung, nur hatte ich sie vom Auge gleichsam hinuntergezogen neben den Larynx? Warum hatten sich die Gesetze umgedreht, warum hatte ein absteigender Strom die Wirkung eines aufsteigenden am N. opticus hervorgerufen, warum ein aufsteigender die Wirkung eines absteigenden?

Das konnte doch nur so erklärt werden, falls das Opticusgesetz richtig war, dass die in der Nähe des Kehlkopfes aufsitzende Elektrode ihren Strom so vermittelte, dass die durchströmende Wirkung hinter der Rachenelektrode zu liegen kam, sodass der Strom sich auf diese Weise gerade in umgekehrter Richtung am Nerven zur Geltung brachte; gerade also, als hätte diese Elektrode noch mehr centralwärts, als das Rachendach ist, angegriffen, so äusserte sich der Strom.

Es war also hier *eine Möglichkeit* da, nämlich die, dass die Hautnerven neben dem Larynx den Reiz centralwärts so vermittelten, dass er von der Medulla her oder vom Cerebrum her zur Wirkung kam. In der That pflanzten sich auch Reizteile bei Beobachtung in tiefstem

Dunkel durch das Chiasma nn. opticorum auf das zweite, eigentlich nicht zu untersuchende Auge fort. Man erkennt dies, wenn man in tiefem Dunkel das nicht zu untersuchende Auge offen lässt. Alsdann sieht man auch auf diesem dieselben Lichtphänomene wie auf dem gereizten, geschlossenen — nur etwas schwächer. So also ergab sich folgende Stromtransponierung:



Das heisst also, es hatte eine völlige Umkehr des Stromes in seiner Richtung stattgefunden.

Das klingt zunächst für unsere bisherigen Anschauungen von der Stromfortleitung paradox und ich will ebenangeführte Befunde nicht als das einzige überzeugende hinstellen. Wohl aber werden alle diese Resultate beachtenswert sein, wenn es mir gelingt nachzuweisen, dass wir nicht etwa der gewöhnlichen bisher vertretenen Ansicht von der Fortleitung elektrischer Ströme im feuchten Leiter oder gar den Anschauungen über nebenschliessende „Stromschleifen“ blindlings folgen müssen. Ja, auch die Nebenschlüsse laufen dem Druckstrom parallel — von der positiven zur negativen Elektrode und eine andere Anschauung von sich kreuzenden wechselnden Stromnebenschlüssen ist entschieden als veraltet anzusehen. Zu was denn auch wären die Hautnervenendigungen mit ihren Hautnervenstämmen — wenn sie nicht die ersten und besten Reizleiter sein sollten, wie sie es physiologisch doch an sich schon sind. Mit Nebenschlüssen kann ich obiges Bild aber gar nicht erklären.

Kann ich also beweisen, dass *cutane Nerven dem Rückenmark elektrische Reize überliefern,* so werde ich für obige Anschauung schon mehr eintreten können.

Prüft man mittelst sinusoidaler Wechselströme die sensiblen Nervenendigungen der Brustwarze, des Nabels, des Penis, des Anus, indem man eine Elektrode an den Rachen durch die Nase schiebt, die andere an eines der genannten Körpergebiete, so ist ja bei Wechselströmen der Unterschied zwischen Kathode und Anode erloschen, denn

die Pole wechseln beständig. Ich konnte auf diese Weise aber die elektrisch am meisten sensibel veranlagten oben genannten Punkte herausfinden. Dass aber nunmehr ein polwechselnder Strom einfach z. B. vom Anus durch Zwerchfell, Lunge, Herz, Hals zum Rachen (oder Bulbus) hindurch geht, ohne Erscheinungen an diesen Organen zu geben, konnte ich nicht annehmen. Pulsfrequens etc. blieben normal. Dass vielleicht der N. sympathicus aber z. B. vom Anus durch seine Ansa sacralis die Uebermittlung zu übernehmen hatte bis zum Rachen, das ist durch weiter folgende Versuche ausgeschlossen.

Ich studierte nun das Opticusgesetz auf folgende Weise. Ich schob eine 5 cm lange Rectumelektrode in den *Anus*. Die andere Elektrode setzte ich auf das Auge.

Hatte ich nun die Anode in den *Anus* geschoben und die Kathode auf das Auge gesetzt, so ergab sich das obige Opticusgesetz in reinster Form, nämlich bei Stromschluss Dunkelheit, bei Stromdauer Dunkelheit, bei Stromöffnung Lichterscheinung über das ganze Gesichtsfeld. Hatte ich die Kathode in den Anus gebracht und die Anode auf das Auge gesetzt, so ergab sich ferner bei Stromschluss Lichtreizung, bei Stromdauer Lichtreizung, bei Stromöffnung tiefe Dunkelheit.

Dabei zeigte sich nun erstens ganz tadelloses Auftreten des Opticusgesetzes, namentlich von Anus zu blankem Bulbus, zweitens aber, bewies ich hierbei, *dass es ganz gleich ist, ob die Kathode resp. Anode vom Auge entfernt wird oder auf das Auge zuerst gesetzt wird und so der Strom mittelst dieser Electroden unterbrochen oder geschlossen wird oder die Kathode bez. Anode aus dem Anus entfernt oder im Anus angesetzt wird und so der Strom geschlossen oder geöffnet wird, — sondern Schliessung und Oeffnung mittelst dieser Elektroden sind nicht die Ursachen der Reizwirkung (zunächst hier am N. opticus), sondern nur die Stromesrichtung ist für die Erscheinungen bei erträglichen und mit physiologischen Reizen vergleichbaren Stromstärken veranlassend.*

Wohl könnte ich also aus der Durchströmungsanordnung — Rectum-Bulbus, welche Anordnung dieselben Gesetze gab, wie die Durchströmung Pharynx-Bulbus — schon schliessen, dass das *Rückenmark* in einzelnen Strängen *bez. das centrale Nervensystem* denselben

Erregungsgesetzen unterlag, wie der N. opticus selbst, dass Leitungsbahnen, welche sensitive Reizungen übermitteln, durch ab(aus-)steigende Ströme d. h. *hier* solche Ströme, welche statt vom *Pharynx* zum Bulbus, vom *Rectum* zum Bulbus laufen und zwar von der Rectumanode zur Bulbuskathode nur dann in eine Erregung geraten, wenn der Strom *wegfällt*, also geöffnet wird, während auf(ein-)steigende Ströme, also Kathode im Anus und Anode auf dem Bulbus, die sensitiven Leitungsbahnen *während der ganzen Reizdauer zur Erregung* bringen, bez. den N. opticus zur Lichterregung bis zum Aufhören des Reizes anregen. Ich muss die Bezeichnung aufsteigende Ströme hier für solche Ströme festhalten, deren Anode auf dem Bulbus sitzt und deren Kathode anstatt am Pharynx jetzt in das Rectum transponiert wurde, weil ich diese Bezeichnung für die Bulbus-Pharynxströme schon gebrauchen musste; vice versa verhält es sich mit der umgekehrten absteigenden Stromrichtung.

Ich hatte also Stromleitungen gefunden, welche wahrscheinlich das Rückenmark und Gehirn zur Fortleitung benutzten und sich mit dem N. opticus einem einzigen Erregungsgesetz fügten.

War es denn überhaupt aber auch das Rückenmark, welches vom Anus aus die Uebermittlung bis zum N. opticus übernahm? Unzweifelhaft! Denn noch nie hatte ich das Opticusgesetz vom Rectum aus schneller, müheloser und so wirksam gefunden wie hier. Will man das kritische Studium all dieser Fragen beginnen, so rate ich in der Dunkelkammer mit diesem Versuch zu beginnen, nämlich erstens Anode im Rectum, Kathode auf dem Auge und zweitens Kathode im Rectum und Anode auf dem Bulbus. Auch schwache Ströme liefern hier (1—3 Milliampère) gute Erfolge.

Aber vielleicht bedarf es für den Zweifelnden doch noch eines Beweises, dass das Rückenmark in der That die Reizleitung übernimmt. Ohne auf die Einzelheiten vorläufig einzugehen, erwähne ich nur folgenden Versuch: Setzt man eine Elektrode auf das Auge einer Seite, dagegen die andere auf den Sulcus ulnaris der gekreuzten Seite, so ergiebt sich wieder das entsprechende Opticusgesetz und die ulnare Fingermuskelgruppe der in Anspruch genommenen Seite zuckt bei *Ka S*, wenn also die Kathode auf dem Sulcus ulnaris zu stehen kommt.

Hier ist es doch geradezu unmöglich, wenn man diese doppelte Wirkung auf etwas anderes beziehen wollte, als auf Fortleitung des elektrischen Reizes auf dem natürlichen Wege centraler und peripherer Nervenleitung.

Also auch vom Rectum aus — Kathode im Anus, Anode auf dem Bulbus — sah man die drei Wirkungen des aufsteigenden Stromes sehr schön am Sinnesnerven, nämlich: Lichtreizung, Lichtreizung, Dunkelheit und ferner die Anode im Anus, Kathode auf dem Bulbus, die drei Wirkungen des absteigenden Stromes sehr schön, nämlich: Dunkelheit, Dunkelheit, Lichtreizung.

Im Schliessungsmoment, also in einem einzigen Moment, hatte also der Strom das ganze Rückenmark durchschlagen und somit eine Gesamtstrecke von ca. 110 cm. Ohne Sensationen im Rückenmark hervorzubringen, geschieht dies, als wären die Axencylinder, jene hinfälligen Protoplasmasubstanzen — die besten Leiter. Der Weg des Stromes war also: Rectum, Sacrococcygealnerven, Medulla spinalis, Medulla oblongata, optischer centraler und peripherer Apparat.

Zweifellos werden sich diese Leitungen bei Tabes, bei amyotrophischer Lateralsklerose, bei Bulbärparalyse, bei Brown-Séquard'scher Lähmung etc. bei descendierenden und ascendierenden Neuritiden verschiedentlich verhalten und es werden sich hoffentlich, zusammen mit den pathologisch-anatomisch feststehenden Degenerationserscheinungen neue diagnostische, therapeutische Aussichten bieten.

Bei normalen Verhältnissen aber unterliegt das Leitungssystem der sensitiven Rückenmark- und Gehirnteile dem einzigen Gesetz wie der Sinnesnerv II, dass Strangbahnen, welche Reize fortleiten, die der Erregungsmöglichkeit des sensitiven Endteiles entsprechen, solange gleich erregt werden, wie der sensitive Teil durch aufsteigende Ströme erregt wird. Da sie aber auch ebenso gut absteigende (aussteigende) Ströme übermitteln, *so muss es im Rückenmark indifferente Leitungen geben, welche nur eine Verschaltung einzelner Teile mit einander zu besorgen haben, ohne eigene wesentlich sinnlich merkbare Erregungsfähigkeit.*

Diese Stränge hatten sich also hier ganz in den Dienst des N. opticus gestellt, als wäre der N. opticus in gerader Fortsetzung

um ca. 95 cm verlängert, sie verhielten sich der Reizung gegenüber neutral und modificierten das „Opticusgesetz“ nicht.

Hatte ich nun vom Rectum hergefunden, wie einzelne Stränge des Rückenmarkes sich zu constanten Strömen verhalten, so suchte ich jetzt seine Reizungsmöglichkeit von jenen schon vorher genannten, gegen Wechselströme äusserst sensiblen Stellen zu erlangen. Ich führte eine Elektrode in den Penis und eine aufs Auge — es erfolgte das Opticusgesetz; ich setzte eine Elektrode auf den Nabel, die andere aufs Auge — ich sah dasselbe Opticusgesetz, ich brachte eine Elektrode auf die Mamilla, die andere auf den Bulbus, es zeigte sich wieder das Opticusgesetz. — Dieses Gesetz steigerte sich an Stärke, wenn ich anstatt auf die Haut der geschlossenen Lider die bezüglichen Elektroden auf den blanken Bulbus setzte; alsdann sind, da der Hautwiderstand wegfällt, viel schwächere Stromstärken nötig. Rectum, Penis, Umbilicus, Mamilla geben also ihre Reizeinwirkungen ebenso durch ihre durch den Reiz erregten Nerven an das Rückenmark und seine Verschaltungsbahnen ab. Offenbar waren die Reizübermittler, die Sacrococcygealnerven, ferner die abdominalen — peritonealen Nerven, die perforierenden Zweige der Intercostalnerven. Diese Nerven also hatten ihre Reizung bis ans Rückenmark abgegeben und ihm zur Vermittelung übertragen. — Denn noch einmal, will man eine derartige mit zwei gleich zu besprechenden Gesetzen antwortende Verkuppelung eines Sinnesnerven mit einem motorischen — wie es Reizung vom Auge der einen Seite zum Sulcus ulnaris der anderen Seite mit sich bringt — einfach auf feuchte Leitung beziehen? *Dann brauchten wir überhaupt keine Nerven.* — Nur bei Reizung von Nervenstämmen, die unmittelbar unter der gereizten Hautstelle liegen, kann eine elektrische Durchwirkung bei genügendem Strom eintreten — dabei können aber noch sensible Fädchen Reizübertrager sein.

Wie anders kann es auch sein, als dass für die vielfachen Bedürfnisse, welche wir entwickeln, die Leitungen aller Bezirke mit einander verkuppelt werden können, um Reize auf verschiedenste Nervenbahnen zu übertragen.

Die Möglichkeit einer Sinnesnervenreizung durch Vermittelung des Rückenmarkes hatte ich nun erkannt.

War es auch möglich, das Rückenmark zur motorischen Uebertragung bez. Untersuchung in Anspruch zu nehmen?

Die Bejahung dieser Frage führt zu einem neuen Abschnitt, zu den motorischen Vermittelungsgesetzen.

Setzte ich, um mich zunächst von der Wirkung des constanten Stromes zu überzeugen, eine Elektrode im Rachen an, indem ich sie durch die Nase in den Rachen schob, und die andere auf den Sulcus ulnaris am Condylus ulnaris humeri derselben Seite, so geschah bei Kathodenschluss Zuckung der Ulnarflexoren, Kribbeln in den $1^1/_2$-Ulnarfingern und bei Kathodenöffnung — nichts. Durch diese Anordnung war ich im Rachen in nächster Nähe der Plexus brachialis-Zweige, welche die Armnerven zusammensetzen. Bei Stromschluss reagierte also nur der teilweise eingeschaltete N. ulnaris durch Austrag des Reizes an seiner peripheren, aber nicht direct eingeschalteten Muskelgruppe, (nicht der N. radialis etc.).

Nun aber benutzte ich die indifferenten Leitungsstränge des Rückenmarkes zur Vermittelung des motorischen Reizes.

Brachte ich die Anode in das Rectum und setzte die Kathode in den Sulcus ulnaris, so contrahierten sich — schon bei schwächeren Stromstärken — die *ulnaren Muskelgruppen auf Ka S, sich schwächend bei Kathodendauer, bei Kathodenöffnung nicht reagierend. Umgekehrte Ströme unterlagen kaum einer nennenswerten Beantwortung.*

Führte ich die Anode in den Penis ein und setzte die Kathode in den Sulcus ulnaris, so geschah dasselbe: Contraction der ulnaren Beuger, Kribbeln in den $1^1/_2$-Ulnarfingern. Setzte ich die Anode auf den Umbilicus oder auf die Brustwarze und die Kathode in den Sulcus ulnaris, so wiederholte sich die Erscheinung. Für die Strecke Rücken- plus Armlänge ca. 160 cm war also die Rückenmarksleitung der Vermittler gewesen — motorisch wirksam für einen Strom, welcher von der Rectumanode zur Ulnariskathode in den Nervenbahnen sich fortgepflanzt hatte — also trotz der zunächst in die Höhe gewendeten Stromrichtung — als ein *absteigender Strom;* denn die rectale Anode vertrat ja hier die vorhin beschriebene pharyngeale Anodenanwendung. Umgekehrte Ströme erzielten keine Wirkung.

Während wir also bisher *rein sensitive und rein motorische*

neutrale Umschaltebahnen im Rückenmark feststellten, wird es nunmehr Zeit, eines gewiss sehr interessanten Versuches zu gedenken, dessen Grundzüge ich vorhin schon erwähnte. Giebt er uns doch Einblick in den Verlauf von Reizen in Associationsbahnen, welch letztere im Augenblick einen centripetalen Reiz in einen centrifugalen umwandeln, und doch hat jede Reizstrecke dabei ihr eigenes Gesetz und nur die *Reizrichtung* ist wieder das maassgebende.

Setze ich die Anode einer constanten Kette auf den Bulbus oculi und die Kathode auf den Sulcus ulnaris der anderen Seite, so brauche ich allerdings wegen der Hautwiderstände eine viel grössere Stromspannung, ungefähr bis zehnfach jener, welche ich bei rectaler-ulnarer Anwendung nötig hatte; aber es zeigt sich auch hier eine Beeinflussung des sensitiven N. opticus sowohl als auch des motorischen N. ulnaris nach bestimmten Gesetzen.

Und zwar giebt der N. opticus, wenn die Anode auf dem Bulbus ist, sein Gesetz bez. einsteigender Ströme ab, d. h. er zeigt Licht, Licht, Dunkelheit, dagegen, wo ja die Kathode im Sulcus ulnaris sich befindet, erhält man bei demselben Stromschluss nur eine *Kathodenzuckung* der zugehörigen ulnaren Fingermuskelgruppen. Diese Kathodenzuckung ist *aber nicht* von der *Ka S* abhängig, denn ich kann die Anode auf dem Auge entfernen und wieder anbringen, also mit der Anode schliessen und mir antwortet bei Stromschluss der N. ulnaris mit der Stromschlusszuckung, dagegen der N. opticus mit Lichtreizung während der ganzen Stromdauer. Die gegentheilige Stromrichtung, also Kathode auf dem Bulbus und Anode im Sulcus ulnaris, hat weder auf den N. opticus noch auf den N. ulnaris einen ersichtlichen Einfluss; Stromöffnung nur auf den N. opticus.

Hier finde ich also die Verbindung eines sensitiven Gesetzes mit einem motorischen, und zwar ist die *Erregung* der beiden *verschiedenen Nervenarten* durchaus *verschieden*, abhängig einzig und allein von der Stromrichtung und entsprechend ihren physiologischen Zwecken bezw. der *Physiologie ihrer Endapparate.* Ein Muskel kann nicht anders, wie sich contrahieren, das Auge nicht anders, als Lichterscheinung bieten. Und zwar scheint die oben geschilderte Stromanwendung bezw. Stromrichtung den *in unserem Körper sich*

abspielenden Spannungsübertragungen gleichzukommen. Ueber die Stromrichtung will ich hier noch Einiges anfügen.

Ein anderer Weg wie von der Bulbusanode zum Gehirn und von dessen motorischen Leitungen zum Plexus brachialis und N. ulnaris der anderen Seite ist doch kaum denkbar — wo man früher gar naiverweise z. B. das Rückenmark von der Rückenhaut aus durch Hineindringen von *Stromschleifen* elektrisch zu beeinflussen gedachte.

In unseren Versuchen reagiert aber der N. opticus als wäre er seiner Länge nach und ebenso der N. ulnaris als wäre er seiner Länge nach eingeschaltet. Mithin müssen die Ströme, auch die longitudinalen Nervenfäden durchflogen haben; das ist aber nur möglich mittels *Verbindungsbahnen,* welche wir in diesem concreten Falle nur cerebral kennen. Mithin hätte man hier der Stromrichtung zwei Phasen zu geben, nämlich 1. die aufsteigende Richtung Bulbusanode — Cerebrum, 2. die absteigende Richtung Cerebrum — Ulnarkathode. Gleichzeitig würde daraus das den physiologischen Endzwecken entsprechende Erregungsgesetz sensitiver Nerven und motorischer Nerven zu folgern sein, nämlich:

1. *sensitive Nerven werden unter normalen Bedingungen nur durch aufsteigende Ströme gereizt,*
2. *motorische Nerven werden nur durch absteigende Ströme (unter physiologischen Bedingungen) gereizt,*
3. *die Reizwirkung hängt nicht ab von der Sonderwirkung der Elektroden, sondern (unter physiologischen Bedingungen) nur von der Stromesrichtung,*
4. *die sensitiven Nerven sind während der ganzen Reizzeit durch physiologische Reize erregbar, motorische Nerven bedürfen immer erneuter Reizimpulse.*

Doch nicht etwa nur nach dem N. ulnaris hin kann man das Rückenmark zur Erregungsübermittelung in Anspruch nehmen, auch nach den unterhalb liegenden Nerven verwendete ich es zur Einschaltung. Befindet sich z. B. die Anode im After, die Kathode auf dem Capitulum fibulae, so bringt genügende Stromstärke Contraction der peronaealen Aussenmuskeln und Kribbeln in den äusseren Zehen hervor.

Die Stromübermittelung und Umschaltung scheint immer auf dem kürzesten Wege vor sich gehen zu wollen. Habe ich z. B. die Anode rectal und setze die Kathode auf den hinteren Rand der M. sternocleidomastoideus, so geschieht dessen Contractionszuckung bei Stromschluss (durch Anode oder Kathode) *ohne* Opticusreizung. Ja, habe ich die Kathode rectal, die Anode aber auf dem rechten Auge, so geschieht die Erregung des N. opticus durch den aufsteigenden Strom nur auf dem rechten Auge, ohne also das Chiasma nn. opticorum nach zwei Seiten hin mittelst der Semidecussation in Anspruch zu nehmen. Ebenso gelingt es mit der Anode rectal und einer Kehlkopfpinselelektrode als Kathode im Kehlkopf Glottiscontractionen hervorzurufen, allerdings hier infolge stärkerer Ströme (durch Leitungswiderstand) mit schwachen Opticuserscheinungen.

Das motorische Gesetz, also für die im Rückenmark durch Versuche festgestellten Umschaltebahnen, ist ebenso wie das der Sinnesnerven, in ganz natürlichem Sinne zu deuten und zu diagnostischen Zwecken heranzuziehen. Umgekehrt wie bei den Sinnesnerven, wo centripetale, also *aufsteigende* Reize die naturgemässe Sinnesempfindung während der Reizdauer hervorriefen und wo centrifugale, also *absteigende* Reize die naturgemässe Erregungshöhe nur beim Aufhören des Reizes veranlassten, geben hier nur *centrifugale* Ströme, also solche, welche im Sinne einer *motorischen* Willensäusserung und Willensreizung liegen, Folgeerscheinungen.

Dies ist für diagnostische Massnahmen äusserst wichtig, zumal man abschnittsweise das Rückenmark nebst Gehirn durchforschen kann.

So kann man nunmehr einschalten und untersuchen: 1. Anus-Nabelteil, 2. Penis-Nabelteil. 3. Nabelteil-Brustwarzenteil, 4. Brustwarzenteil-Opticus; und alle diese Strecken kann man nun in Bezug auf ihre Leitfähigkeit am N. opticus sensitiv, am N. ulnaris und N. peronaeus motorisch prüfen, aber zunächst im Einklang mit obigen Gesetzen.

Hier also kann man die Feinheit sowohl als auch die Leitungen überhaupt der Umschaltebahnen prüfen, welche jedenfalls die Reflexbahnen darstellen. Hier also gewährt sich uns zum ersten Male ein Hinblick *über die Perceptionsfähigkeit und Kombination derselben*

mit Willensäusserungen in unserem Körper, über die Gesetze der reflectorischen Vorgänge und die Gesetze sensitiver und motorischer Nervenerregungen im lebenden Körper.

Wie compliciert die Mechanismen, so einfach scheinen ihre Gesetze zu sein und doch über alle Kritik erhaben.

Die Umschaltepunkte, welche ich im obigen der Hauptsache nach in drei Rückenmarksabschnitten geschildert habe, sind natürlich physiologisch noch viel öfters vorhanden. Jeder Intervertebralabschnitt stellt eine solche Umschaltestation projiciert auf das Rückenmark dar. Von da aus können jedesmal Reize geleitet werden, um andere Regionen zur sensitiven Perception oder motorischen Willensäusserung oder zu Reflexvorgängen zu erregen.

Merkwürdig aber ist, dass es innerhalb des Rückenmarkes indifferente Nervenleitungen giebt, die ihre Erregung entweder sensitiven oder motorischen Vorgängen unterordnen. Das liegt aber teleologisch daran, dass sie selbst keine eigenen sinnlichen Endorgane besitzen. Ferner aber geht aus obigen Versuchen hervor, dass *antiphysiologische Reizrichtungen* normaler Weise die Nerven nicht als solche erregen, und nur das *Austreten* aus der antiphysiologischen Erregung ist für die sensitiven Nerven ein Reiz.

Dem therapeutischen und diagnostischen Handeln bieten sich also einige wichtige Grundgesetze.

Da nun sensible Nerven doch auch nur dem Sensus des Gefühls dienen, so kann man sie vorläufig unter die sensitiven Nerven und ihre Erregungsgesetze reihen.

Nun aber bietet sich noch ein Ausblick, wie seit Jugend auf eine feinste Ausbildung jener Umschaltestationen (vom Laufenlernen bis zum Sprechenlernen etc.) vor sich geht, ein Vorgang, den wir allgemein Erziehung nennen können, d. h. sensitive Eindrücke, sensible Wahrnehmungen, psychische Reize, Erinnerungsbilder individuell zu verarbeiten und zu einem Ganzen, zu einer neuen abgestuften Handlung, zusammenzuschliessen.

Je mehr von Anfang an, von Jugend auf, diese Umschaltestationen körperlich, sensitiv, psychisch in Anspruch genommen werden, um so mehr wird sich durch diese Mannigfaltigkeit eine numerische und

functionelle Hyperplasie der Neuronen geltend machen — im Sinne erhöhter Intelligenz, welche ja wohl ein Gemisch von Perception. Willen und Reflex ist.

Von den sensitiven Eindrücken wissen wir bereits, dass sie alle auf die graue Grosshirnrinde projiciert werden, von den motorischen Impulsen können wir annehmen, dass sie alle gegen die Peripherie projiciert werden, so antwortet ja bei Einschaltung der Strecke Rectum — Sulcus ulnaris, oder Auge — Sulcus ulnaris die *ausserhalb der Einschaltstrecke* gelegene ulnare Fingergruppe, deren sensible Bahnen dann wohl wieder eine Projection der Reizwirkung zurück auf das Gehirn übermitteln mögen.

Ich habe also in obigem Gesetze und Methoden angegeben, das centrale und periphere Nervensystem zu diagnostischen und therapeutischen Zwecken *durchforschen* zu können und zwar nicht mit Strömen, von deren Stärke man annahm, sie gingen durch Haut-, Knochen-, Muskeln und Hüllen bis auf die centralen Nervenorgane, sondern hier durch Erregung cerebraler und spinaler Nervenstämme.

Tierversuche und pathologische Degenerationserscheinungen werden im Stande sein, uns weitere Kenntnisse über diese bisher dunklen Gebiete zu geben (Galvanisation oder sinusoidale Faradisation vom Nabel zum Anus haben z. B. therapeutisch Anregung der rectalen Muskeln und der Bauchpresse zur Folge, wenn der constante Strom oft unterbrochen wird).

Durchforschung des Rückenmarkes in einseitiger und gekreuzter Form ist also wie oben geschildert, nunmehr abschnittsweise möglich. Aber auch gekreuzt z. B. vom linken Auge nach der rechten Brustwarze, nach dem rechten N. ulnaris, nach dem rechten N. peronaeus und umgekehrt.

Die bezüglichen Elektroden fertigt die Firma Reiniger, Gebbert & Schall, Erlangen.



Giulio Bizzozero †.

Par

C. Sacerdotti.

Le 8 avril dernier, est mort à Turin J. Bizzozero, Professeur ordinaire de Pathologie générale. Né à *Varese* (Lombardie) le 20 mars 1846, il avait à peine cinquante-cinq ans.

Il avait fait ses études de médecine à l'Université de Pavie. Déjà, alors qu'il n'était qu'étudiant, il avait manifesté sa prédilection pour les recherches d'Histologie et de Pathologie expérimentale.

Admis dans le Laboratoire du Prof. E. Oehl, il publia, dès la première année, une note *Sur la distribution des canaux vasculaires dans les os longs des batraciens.* Il était âgé de 16 ans seulement! A 20 ans il obtint son diplôme de Docteur, et, immédiatement après, il servit comme médecin militaire pendant la guerre de 1866. Il alla ensuite à Zurich, près du Prof. Frey, dont il traduisait, peu après, le *Traité de technique microscopique.* L'année suivante il se rendit à Berlin et il entra dans le Laboratoire du Prof. Virchow. C'est de là que la Faculté de Pavie l'appela pour suppléer, dans ses leçons et dans la direction du Laboratoire de Pathologie expérimentale, le Prof. P. Mantegazza, que des devoirs politiques retenaient à Florence.

Bizzozero demeura cinq ans à Pavie, chargé de l'enseignement de la Pathologie et de l'Histologie, et, en 1873, à la suite d'un concours, il obtint la place de Professeur ordinaire de Pathologie générale à l'Université de Turin. Il n'avait que 27 ans.

La génialité et l'activité de Bizzozero se manifestèrent dans le champ à la fois si vaste et si varié de l'histologie et de la Pathologie,

et ses productions sont si nombreuses que je ne puis songer, malgré l'intérêt qu'il présenterait, à en faire ici un examen détaillé. Je me bornerai donc à mentionner les travaux les plus importants, en insistant spécialement sur ceux qui ont amené la découverte de lois fondamentales.

Parmi les premiers travaux de Bizzozero, nous trouvons ses études sur les épithéliums pavimenteux stratifiés, qui démontrent l'existence des espaces interspineux aptes à la distribution des sucs nutritifs et perméables aussi aux leucocytes. Nous trouvons en outre, presque en même temps, une belle série de recherches sur la structure du tissu connectif.

Un des organes qui attira bientôt son attention, ce fut la moelle des os. En effet, dès 1865, il avait découvert que les cellules blanches de la moelle sont contractiles. Trois ans après, tandis que Neumann annonçait son importante découverte des globules rouges nucléés dans la moelle de l'homme, Bizzozero publiait le résultat de ses observations; lesquelles mettaient en lumière les rapports vasculaires de la moelle, les phases de scission des globules rouges, l'existence. dans la moelle, de mégakaryocytes, de cellules globulifères et de cellules pigmentifères.

En même temps qu'il s'occupait de recherches originales d'histologie et de physiopathologie, il ne perdait pas de vue l'anatomie pathologique, et, sur son glorieux parcours, on trouve aussi des traces multiples de ses études à ce sujet: par exemple, le travail fait en collaboration avec C. Bozzolo, sur les tumeurs primitives de la dure-mère. et celui qu'il fit avec N. Manfredi, sur le molluscum contagieux.

Dans le courant de l'année 1873, en étudiant les séreuses humaines, Bizzozero en découvrit la membrane limitante sous-épithéliale. Plus tard il complète ces études avec la collaboration de G. Salvioli et il parvient à établir les rapports qui existent entre les membranes séreuses et les vaisseaux lymphatiques sous-jacents, rapports qui, sur quelques points constants, sont rendus très intimes par la présence de trous de la membrane limitante.

Toutefois, les deux groupes de travaux qui constituent indubitablement les meilleurs titres de gloire de Bizzozero, sont ceux qui se

rapportent au sang et à l'accroissement et régénérescence de l'organisme. C'est principalement dans ces recherches que brille, dans toute son ampleur et toute son efficacité, la méthode qu'il suivait dans ses études: s'obstiner dans la recherche des faits, en établir l'existence, les interpréter avec sérénité et les relier entre eux pour arriver à la loi qui les règle; mettre en rapport les données normales avec les données pathologiques, et imaginer des expériences pour mettre les faits eux-mêmes en plus vive lumière, telle était, dans ses grandes lignes, la méthode de recherche de Bizzozero.

Quand la découverte des phénomènes karyokinétiques eut fourni à la science une donnée sûre pour pouvoir juger si un elément est réellement dans une phase de multiplication, Bizzozero comprit quel fruit on pouvait retirer de l'application de ce critérium à l'étude de la régénération du sang; et, en 1881, il publiait un travail dans lequel était décrite la scission karyokinétique des globules rouges. Plus tard, avec la collaboration de Torre, il compléta ces recherches, qu'il étendit non seulement aux mammifères, mais encore aux oiseaux et à d'autres vertébrés inférieurs. Il parvint alors à la notion logique fondamentale que la régénération des globules rouges, chez l'adulte, a lieu par scission karyokinétique d'éléments semblables préexistants, lesquels contiennent de l'hémoglobine. Spécialement avec ses études sur la moelle des oiseaux, il parvenait ensuite à démontrer que les formes de développement des globules rouges ont toujours leur siège dans le réseau veineux.

En même temps qu'il s'occupait de ces recherches histo-physiologiques, Bizzozero, avec la collaboration de Golgi, de Sanquirico et de G. Salvioli, conduisait à terme une belle série de recherches sur la saignée et sur la transfusion.

Ce furent ses études sur l'hématopoèse qui l'amenèrent à ses découvertes sur le troisième élément morphologique du sang, auquel il donna le nom de plaquettes (*piastrine*). Il parvint à démontrer que ces plaquettes, lesquelles correspondent aux corpuscules désignés par Hayem sous le nom d'hématoblastes, existent dans le sang qui circule dans les vaisseaux normaux et n'ont aucun rapport avec le développement des globules rouges; qu'elles concourent certainement pour une

large part à la formation des thrombus blancs, et que, très probablement, par leur altération, elles participent à la coagulation du sang.

Pour l'étude de tous les autres phénomènes régénératifs, aussi bien que pour celle du sang, Bizzozero comprit quel avantage on pouvait tirer de la notion des phénomènes karyokinétiques, et, dès 1884, il commençait cette série de recherches qui, après dix ans d'un travail assidu, en partie directement exécuté par lui, en partie accompli sous son inspiration et sous sa direction par ses élèves, l'amenèrent aux conceptions biologiques qu'il a résumées dans la conférence tenue à Rome en 1894, dans une des séances du onzième Congrès international de Médecine.

Tout d'abord il étudia, avec Vassale, le développement et le renouvellement des tissus glandulaires des animaux supérieurs et il réussit à démontrer que les glandes peuvent se diviser en deux groupes, suivant que leurs cellules sont *stables* ou *labiles*. Les éléments stables sont ceux des glandes plus hautement différenciées; les éléments labiles ceux des glandes que l'on peut considérer comme de simples introflexions de l'épithélium superficiel. Ces études, jointes à celles qu'il fit exécuter en grande partie par ses élèves, lui fournirent les données nécessaires pour sa classification des tissus en les trois catégories fondamentales de: tissus à éléments labiles, tissus à éléments stables et tissus à éléments perpétuels. Les premiers sont ceux dans les cellules desquels on observe, pendant toute la vie, des phénomènes karyokinétiques; les seconds ceux dont les éléments, en conditions physiologiques, ne se présentent plus en mitose, dès qu'ils ont acquis leurs caractères spécifiques; et les troisièmes ceux dans lesquels la scission karyokinétique cesse, aussitôt que la différenciation spécifique commence à s'établir. L'état général ou local de nutrition, d'irroration sanguine, de température et d'innervation n'influent sur les aptitudes régénératives des éléments que d'une manière subordonnée au type fondamental auquel les éléments appartiennent.

A ces recherches générales sur la régénération des cellules, se rattachent les études de Bizzozero sur l'épithélium de la muqueuse gastro-entérique. Ces études démontrèrent que l'épithélium qui revêt

la superficie libre de l'estomac a ses centres de régénération dans les fossettes gastriques, et que l'épithélium des villosités intestinales a les siens dans les glandes de Galeati. Un autre fait important démontré par ces études, c'est la spécificité des cellules caliciformes, qui, comme les autres cellules intestinales, se régénèrent par karyokinèse de jeunes cellules qui se trouvent aussi au fond des glandes de Galeati.

La période d'activité dont j'ai exposé très sommairement les principaux résultats va jusqu'en 1893, époque à laquelle une maladie d'yeux obligea Bizzozero à renoncer pour toujours à l'observation microscopique assidue. Noble caractère de savant, de maître et de citoyen, il ne se laissa point abattre par cette douloureuse épreuve, et, tout en continuant à vivifier de son esprit scientifique le cercle nombreux des jeunes gens studieux qui accouraient toujours à son Laboratoire, de tous les points de l'Italie, il appliqua la plus grande partie de son activité personnelle à vulgariser les concepts fondamentaux et les applications pratiques de l'hygiène.

La lucidité méthodique de son esprit fut la cause première de l'extraordinaire clarté et simplicité des idées exposées par lui; et c'est précisément ce qui donnait tant de charme et un si haut degré de perfection à son enseignement. Nous en avons une preuve dans son *Manuel de microscopie clinique*, où l'on retrouve toutes ces qualités si hautement appréciées; aussi ce Manuel, dont la 5e édition a été récemment publiée en Italie, a-t-il été traduit dans toutes les langues.

Jules Bizzozero, qui laisse, comme fruit de son activité personnelle, une quantité remarquable de faits nouveaux acquis à la Biologie, a encore un autre titre à la reconnaissance de l'Italie: c'est de lui avoir donné toute une phalange de savants disciples, dont quelques-uns déjà illustres, qui se sont faits les propagateurs zélés de la médecine scientifique.

De manières correctes, courtois avec tous, il fut hautement estimé et sincèrement aimé de tous ceux qui l'eurent pour maître; ses élèves particuliers devinrent autant d'amis dévoués. Arrivé très vite aux postes les plus élevés où il pût aspirer, mais nullement enorgueilli des honneurs qui affluaient spontanément vers lui, il mettait sa plus

grande satisfaction à pouvoir aider les jeunes talents et à être utile à son pays, à la régénération sanitaire duquel, durant ces dernières années, il avait consacré toutes ses forces.

Jules Bizzozero laisse dans la science et dans l'école italienne un vide qu'on ne peut combler, et sa perte est d'autant plus douloureuse qu'elle est survenue alors qu'il était dans toute la vigueur de sa haute intelligence et qu'on pouvait encore attendre beaucoup de lui.

Catalogue des travaux d'Histologie et de Pathologie

publiés par

Giulio Bizzozero.

---

1. Della distribuzione dei canali vascolari nelle ossa lunghe dei batraci. Arch. per la Zoologia. 1862. Vol. II.
2. Studi comparativi sui nemaspermi e sulle ciglia vibratili. Annali universali di Medicina. 1864. Vol. CLXXXVII.
3. Di un tumore a fibro-cellule degli emisferi cerebrali. Archivio italiano per le malattie nervose. 1864. Vol. I.
4. Delle cellule cigliate del reticolo malpighiano dell'epidermide, delle mucose e dei cancroidi. Annali universali di Medicina. 1864. Vol. CXC.
5. Sui corpuscoli semoventi del midollo delle ossa. Comunicazione di Mantegazza al R. Istituto Lombardo. Rendiconti del R. Ist. Lomb. 1865. Vol. II.
6. Di un nuovo modo di sviluppo delle concrezioni calcaree nella cavità cranica. Archivio italiano per le malattie nervose. 1865. Vol. II.
7. Sulla neoformazione del tessuto connettivo e sulle cellule semoventi. Il Morgagni. 1866.
8. Di un caso di tubercolosi peritoneale a tubercoli peduncolati. Giornale della Società di scienze matematiche, fisiche e biologiche. 1866.
9. Casi rari di anatomia patologica. 1866.
10. Sulla struttura dei tubercoli prodotti per inoculazione. Rendiconti del R. Ist. Lomb. 1867. Vol. IV.
11. Sul processo di cicatrizzazione dei tendini tagliati. Annali universali di Medicina. 1868. Vol. CCIII.
12. Di alcune alterazioni dei linfatici del cervello e della pia madre. Rivista clinica. 1868.
13. Sul parenchima della ghiandola pineale. Gazzetta medica italiana. Lombardia. 1868. Serie VI. Vol. I.
14. Del microscopio e della tecnica microscopica. Manuale pei medici e per gli studenti, del dott. E. Frey, professore a Zurigo. Sunto con note. Annali universali di Medicina. 1867. Vol. CCII.
15. Sulla vitalità degli elementi contrattili. Il Morgagni. 1868.
16. Nota critica sulla memoria del dott. Aufrecht intorno allo sviluppo del tessuto connettivo. Il Morgagni. 1868.

17. Sulla funzione ematopoetica del midollo delle ossa. Due comunicazioni preventive. Gazzetta medica italiana. Lombardia. 1868—1869.

18. Sul midollo delle ossa. Il Morgagni. 1869.

19. Ueber den Bau der geschichteten Plattenepithelien. 1870.

20. Sulla infiammazione. Rivista critica. Il Morgagni. 1870.

21. Sullo sviluppo del mollusco contagioso (con N. Manfredi). Rendiconti del R. Ist. Lomb. 1870. Serie II. Vol. III.

22. Sul mollusco contagioso (con N. Manfredi). Rivista clinica. 1871.

23. Sulla struttura del tessuto tendineo. Due note preliminari. Rendiconti del R. Ist. Lomb. 1869. Serie II. Vol. II e 1870. Vol. III.

24. Sulla struttura del tessuto tendineo. Il Morgagni. 1871.

25. Sullo sviluppo del glioma secondario del fegato. Giornale della R. Accademia di Medicina di Torino. 1871.

26. Sui tumori. Rivista critica. Il Morgagni. 1871.

27. Sulla struttura del parenchima della ghiandola pineale umana. Rendiconti del R. Ist. Lomb. 1871. Vol. IV.

28. Sulla produzione endogena di cellule purulenti. Gazzetta medica italiana. Lombardia. 1871.

29. Saggio di studi sulla cosidetta endogenesi del pus. Gazzetta medica italiana. Lombardia. 1872.

30. Ueber die Veränderungen des Muskelgewebes nach Nervendurchschneidung. Med. Jahrbücher. 1872.

31. Beitrag zur Kenntnis des Baues des Epitheliums. Med. Jahrbücher. 1872.

32. Del rapporto che sta fra la struttura dei tumori e la natura del tessuto da cui prendono origine. Giornale della R. Accademia di Medicina di Torino. 1872.

33. Prelezione al corso di Patologia generale nella Università di Torino. 1873.

34. Sulla struttura delle ghiandole linfatiche. Giornale della R. Accademia di Medicina di Torino. 1873.

35. Ueber die innere Grenzschicht der menschlichen serösen Häute. Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1874.

36. Ueber die Tuberculose der Haut. Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1873.

37. Studi sui tumori primitivi della dura madre. Rivista clinica. 1873.

38. Di un caso di perivaginitis phlegmonosa dissecans terminata con la guarigione. Giornale della R. Accademia di Medicina di Torino. 1875.

39. Crup e difterite. Lezione. Torino 1875.

40. Beiträge zur pathologischen Anatomie der Diphteritis. Med. Jahrbücher. 1876.

41. Sul mollusco contagioso (con N. Manfredi). Archivio per le scienze mediche. 1876. Vol. I.

42. Studi sulla struttura e sui linfatici delle sierose umane (con G. Salvioli). 2 memorie. Archivio per le scienze mediche. 1876. Vol. I e 1878. Vol. II.

43. Delle iniezioni nelle vene di sostanze granulari (con G. Tizzoni). Gazzetta delle cliniche di Torino. 1877.

44. Sullo stroma dei sarcomi. Archivio per le scienze mediche. 1879. Vol. II.

45. Il cromo-citometro. Atti della R. Accademia delle Scienze di Torino. 1879. Vol. XIV.

46. Ricerche sperimentali sulla ematopoesi splenica (con G. Salvioli). Archivio per le scienze mediche. 1880. Vol. IV.

47. Sulle variazioni quantitative dell'emoglobina in seguito a sottrazioni sanguigne (con G. Salvioli). Archivio per le scienze mediche. 1880. Vol. IV.

48. Sulla ematopoesi negli uccelli (con A. A. Torre). Atti R. Accademia delle Scienze di Torino. 1880. Vol. XV.

49. Della trasfusione del sangue nel peritoneo e della sua influenza sulla ricchezza globulare del sangue circolante (con C. Golgi). Archivio per le scienze mediche. 1880. Vol. IV.

50. Ueber die diagnostische Bedeutung der Lungenalveolarepithelien im Sputum. Centralblatt f. klin. Medicin. 1881.

51. Sulle variazioni di composizione del siero del sangue dopo il salasso (con C. Sanquirico). Atti della R. Accademia delle Scienze di Torino. 1881. Vol. XVI.

52. Sulla produzione dei globuli rossi del sangue nella vita estrauterina. Torino 1881 e Moleschotts Untersuchungen. 1881. Vol. XIII.

53. Di un nuovo elemento morfologico del sangue. Comunicazioni preliminari. Giornale della R. Accademia di Medicina di Torino. 1882.

54. Sulle piastrine del sangue dei mammiferi. Gazzetta degli Ospedali. 1882.

55. Di un nuovo elemento morfologico del sangue e della sua importanza nella trombosi e nella coagulazione. Milano, ed. F. Vallardi. 1883.

56. Sulla produzione dei globuli rossi negli uccelli (con A. A. Torre). Archivio per le scienze mediche. 1880. Vol. IV.

57. Die Blutplättchen im peptonisierten Blute. Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1883.

58. Sulla produzione dei globuli rossi nelle varie classi di vertebrati (con A. A. Torre). Memorie della R. Accademia dei Lincei. 1884. Vol. XVIII e Virchows Archiv. 1884. Vol. XCV.

59. Sulla produzione dei globuli rossi. Appendice al precedente lavoro. Id.

60. Sui microfiti della epidermide umana normale. Volume pubblicato dalla R. Accademia di Medicina di Torino per il giubileo di C. Sperino. 1884 e Virchows Archiv. 1884. Vol. XCVIII.

61. Sulla preesistenza delle piastrine nel sangue normale dei mammiferi. Gazzetta degli Ospedali. 1884.

62. Sul terzo elemento morfologico del sangue. Gazzetta degli Ospedali. 1883.

63. Sulla natura delle produzioni leucemiche secondarie. Archivio per le scienze mediche. 1885. Vol. IX e Virchows Archiv. 1885. Vol. XCIX.

64. Ueber das constante Vorkommen von Bakterien in den Lymphfollikeln des Kaninchendarmes. Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1885.

65. Sul consumo delle cellule ghiandolari nelle ghiandole adulte dei mammiferi (con G. Vassale). Gazzetta degli Ospedali. 1885.

66. Ueber den Bau der geschichteten Pflasterepithelien. Intern. Monatsschrift f. Anatomie u. Histologie. 1885. Bd. II.

67. Sulla scissione degli elementi nei focolai flogistici (con P. Canalis). Giornale della R. Accademia di Medicina di Torino. 1885.

68. Sul destino dei globuli rossi nella trasfusione di sangue defibrinato (con C. Sanquirico). Archivio per le scienze mediche. 1885. Vol. IX.

69. Nuovo metodo per la dimostrazione degli elementi in cariocinesi nei tessuti. Zeitschrift f. wissensch. Mikroskopie. 1886. Bd. III.

70. Sulla produzione e sulla rigenerazione fisiologica degli elementi ghiandolari (con G. Vassale). Archivio per le scienze mediche. 1887. Vol. XI e Virchows Archiv. Vol. CX.

71. Nota d'appendice al precedente lavoro. Id.

72. Ueber die Atrophie der Fettzellen des Knochenmarks. Archiv f. mikr. Anatomie. 1887. Bd. XXXIII.

73. Nouvelles recherches sur la structure de la moelle des os chez les oiseaux. Archives italiennes de Biologie. 1889. Vol. XIV.

74. Sulle piastrine del sangue dei mammiferi. Nuove ricerche. Archivio per le scienze mediche. 1891. Vol. XV.

75. Sulle ghiandole tubulari del tubo gastroenterico e sui rapporti del loro epitelio coll'epitelio di rivestimento della mucosa (7 note negli Atti della R. Accademia delle Scienze di Torino. 1888. Vol. XXIV. 1892. Vol. XXVII e 1893. Vol. XXVIII; edizione tedesca in 3 parti in Archiv f. mikr. Anatomie.

76. Accrescimento e rigenerazione dell'organismo. Archivio per le scienze mediche. 1894. Vol. XVIII.

77. Influenza della temperatura e dell'afflusso sanguigno sull'attività produttiva degli elementi (con C. Sacerdotti). Giornale della R. Accademia di Medicina di Torino. 1896.

78. Manuale di microscopia clinica. 5 edizioni, Milano, edit. F. Vallardi, dal 1879 al 1901.

Buchdruckerei Richard Hahn (H. Otto), Leipzig.

Die elektrolytische Darstellung von Stoffen aus organischen Lösungen, insbesondere der Harnsäure aus Harn.

Von

Dr. Eduard Richter,

Specialarzt für Hals-, Nase- u. Ohrenkrankheiten zu Plauen i. V.
früher Privatdocent für Physiologie an der Universität Greifswald.

(Mit 2 Figuren.)

Nicht allein vom chemischen Standpunkte, sondern auch, um schätzenswerte Einblicke über die in unserem Körper wirkenden und freiwerdenden Spannkräfte zu erhalten, habe ich die Einwirkung der Elektrolyse auf tierische Sekrete und tierische, beziehentlich organische Lösungen einigen Untersuchungen unterzogen.

Die von mir bisher in dieser Beziehung schon untersuchten Flüssigkeiten lieferten alle positive Resultate. Als solche bisher untersuchte Flüssigkeiten waren menschlicher Harn, tierisches Blut, Kohlenoxydblut, Milch, Galle, Fettemulsionen, sowie ich noch vorhabe, Harnstofflösungen, zuckerhaltigen Harn, alkalischen, angesäuerten Harn, zuckerhaltige Hefeschwemmungen, Bier, Wein, eiweisshaltigen Harn, tierische Harne, menschliche Galle, Eiter-Serum und andere Stoffe der elektrolytischen Untersuchung zu unterziehen.

Es ist eine bisher unbekannte Thatsache, dass es gelingt, mittelst der Elektrolyse tierische beziehentlich organische gelöste Stoffe zu fällen und einige Lösungsstoffe somit herzustellen. Zunächst sei es heute meine Aufgabe, über die elektrolytische Darstellung der Harnsäure aus menschlichem Harn zu berichten.

Hat man 250 ccm Morgenharn in einem Becherglas und stellt zwei kupferne Elektrodenbleche, welche als Elektroden von der constanten Batterie aus dienen, in diesen Harn und lässt einen Strom von 20 Grenet-Elementen hindurchgehen, so tritt alsbald an der positiven Elektrode eine Fällung eines weiss-gelblichen, amorphen Niederschlages ein. Noch erheblich stärker wird dieser Niederschlag, wenn man den Harn vorher auf $^1/_5$ seines Volumens eingedampft hat. Alsdann lagern sich dichte Fällungen an der positiven Elektrode ab.

Nun sagen die allgemeinen Gesetze der Elektrolyse, dass am positiven Pol — der Sauerstoff und die Säuren sich abscheiden, dagegen am negativen Pol — Wasserstoff und Alkali.

Der am positiven Pol auftretende Niederschlag war also vermutlich Harnsäure, da von der Phosphorsäure anzunehmen war, dass sie in Lösung blieb. — Wasserstoff und Sauerstoff entwickelten sich sehr spärlich.

Da der Niederschlag der Harnsäure recht voluminös ist, so wäre hier ein schneller, leichter geeigneter volumetrischer Nachweis der Harnsäure aus Harn möglich, welcher uns die schwierigen und nichthandlichen Abwäge-Methoden ersetzen könnte und bei klinischen Bildern uns über die Absonderung der Harnsäure z. B. bei Gicht, Anämie, Chlorose etc. schnell Rechenschaft geben könnte über seinen quantitativen Wechsel.

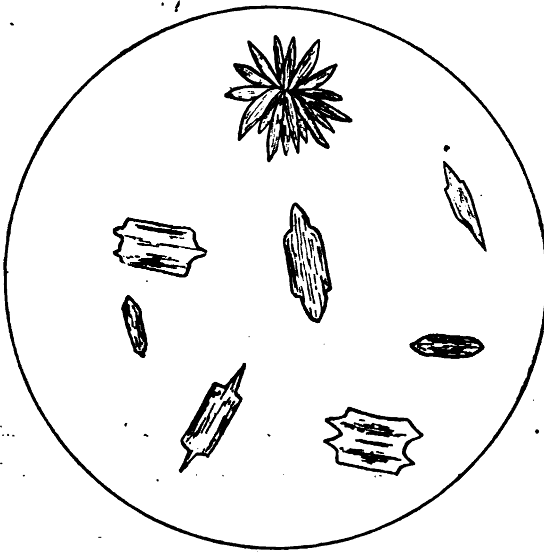
Dieser Apparat müsste nach Art des Esbach'schen Eiweissmessers construiert sein und hätte man an ihm entweder die Elektroden gleich innen anzubringen oder es müsste nach einer stets gleichen Durchströmungszeit von stets gleicher Stromstärke — der elektrolysierte, umgeschüttelte Harn in dieses Instrument zwecks Absetzung in das graduierte Rohr hineingebracht werden. Ein solches Instrument würde sich leicht anfertigen lassen.

Hat man nun den constanten Strom eine Stunde durch die sich zersetzende Flüssigkeit hindurchgelassen, so kann man wohl annehmen, dass die Harnsäure völlig aus ihren Verbindungen gelöst worden ist, und man geht nun daran, die Herstellung der amorphen Niederschläge

in krystallinische Gefüge vorzunehmen und so festzustellen, um was für Niederschläge es sich gehandelt hat.

Filtriert man nämlich nunmehr den amorphen gelblich-bräunlichen Niederschlag ab, so läuft das gelbliche Filtrat ab und der voluminöse Niederschlag bleibt auf dem Filter. Löst man diesen Rückstand sodann auf dem Filter mit 25 % Natronlauge, so läuft er völlig gelöst in ein frisch untergestelltes Becherglas hindurch. Die Lösung sieht gelblich aus. Säuert man nun diese Lösung mit 25 % Salzsäurelösung stark an bis zur stark sauren Reaction und lässt sie einige Zeit stehen, so fallen Harnsäurekrystalle alsbald oder nach einiger Zeit aus und zwar in so reicher Menge, dass es mir scheint, als sei die Angabe der Ausscheidungszahl bis 0,5 gr pro die zu klein.

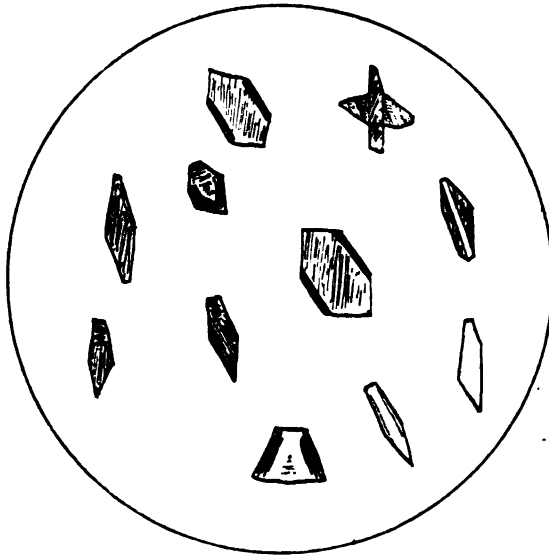
Die Krystallform der etwas gelb gefärbten Krystalle war, wie folgt:



Filtriert man nun wieder ab, löst wieder im Filter mit 25 % Natronlauge und setzt nun wieder der alkalischen Lösung Salzsäure zu bis zur sauren Reaction, so fallen wieder alsbald oder nach einiger Zeit die Krystalle aufs neue aus, trotz der erneuten Umkrystallisierung wieder etwas gelblich gefärbt.

Die Form dieser umkrystallisierten kleinen Krystalle ist, scheint mir, das hexagonale System.

Nimmt man nunmehr einige dieser Krystalle zwecks Behandlung mit Salpetersäure und Ammoniak, so geben sie die Murexidprobe; sie sind also Harnsäure.



Die elektrolytische Herstellung der Harnsäure geschieht offenbar durch Zersetzung der sauren harnsauren Alkalien, in welcher Form ja eine Lösung der Harnsäure im Harn möglich ist. Während also die Säure sich gemäss den elektrolytischen Gesetzen am positiven Pol absonderte, wurde jedenfalls das Alkali am negativen Pol abgeschieden. Ueber die weiteren Einwirkungen der Elektrolyse auf den Harn werden weitere Beobachtungen und Titrationen teils zur Hälfte mit unzersetzten, teils zur Hälfte mit elektrolysierten Harn Aufschluss geben.

Merkwürdig ist auch hier das stete Mitfällen des Farbstoffes in den sich bildenden Krystallen, obgleich der Farbstoff hier Gelegenheit hätte, in Lösung zu bleiben und zeigt sich auch hier, dass bei häufiger Umkrystallisierung, wobei der Farbstoff *verschwindet*, die farblose (reine) Harnsäure amorph fällt. Da ja nun ganz chemisch reine, also ungefärbte Harnsäure wirklich amorph ist, so muss, meine ich, erstens einmal der Harnfarbstoff zur Krystallisation nötig sein und da er mit der Harnsäure am positiven Pol fällbar ist, muss er zwar die Eigen-

schaften einer Säure haben, aber immerhin in einer gewissen Bindung zu der stärkeren Säure stehen.

Zum Schluss bemerke ich noch, dass ich auch bereits andere organische Lösungen der elektrolytischen Untersuchung mit Erfolg unterworfen habe, so z. B. setzten sich bei der elektrolytischen Zersetzung der Galle die Gallensäuren nebst Farbstoff direct an der positiven Elektrode an, worüber ich nächstdem berichten werde.

Bei der elektrolytischen Behandlung des Harnes erhalten wir also nicht nur eine Möglichkeit der qualitativen, sondern auch quantitativen Harnsäurebestimmung.



Ueber die Innervation der Zahnpulpa.

Von

Dr. Johan Rygge,

Zahnarzt und erster Lehrer an dem zahnärztlichen Institut in Christiania.

(Mit Taf. VIII.)

Seit vielen Jahren haben sich mehrere Forscher zum Teil eingehend mit der Innervation der Zahnpulpa beschäftigt. Besonders hat man sich bemüht, die Frage zu lösen, ob die Nerven der Pulpa in die Dentinkanäle eintreten oder nicht.

Schon 1868 hat Fr. Boll geglaubt, bei Kaninchen Nervenfasern bis in die Odontoblastenschicht verfolgen zu können. Dies geschah mittelst einer schwachen Chromsäurelösung ($^{1}/_{32}$ $^{0}/_{0}$), womit die Pulpen gefärbt wurden. Es ist aber von mehreren Seiten bestritten worden. dass das, was er gesehen hat, wirklich Nerven waren.

Später sind die neueren Methoden zur Nervenfärbung alle in Anwendung gebracht worden, vor allen anderen die Golgimethode und die vitale Methylenblaumethode nach Ehrlich.

Retzius hat mit der Golgimethode die Zähne bei Fischen, Reptilien und Säugetieren untersucht und sowohl bei Reptilien als speziell bei Säugetieren (jungen Mäusen) ist es ihm zum ersten Male gelungen den Beweis zu führen, dass Nervenfasern in die Odontoblastenschicht eintreten und zu deren Ende verfolgt werden können.

Röse hat später über dasselbe bei Kaninchen berichtet.

Morgenstern, der seit vielen Jahren sich mit dieser Frage beschäftigt hat, will besonders in den Zähnen der Wiederkäuer zahlreiche Nerven in dem Dentin gesehen haben.

Im Jahre 1898 hat Huber mit der vitalen Methylenblaumethode die Pulpanerven bei verschiedenen Säugetieren untersucht.

Im Jahre 1899 hat Römer mit derselben Methode zum ersten Male über das Eintreten von Nervenfasern in die Dentinkanäle berichtet.

Nach dieser Einleitung, die absichtlich so kurz wie möglich gemacht worden ist, werde ich das Resultat meiner eigenen Untersuchungen, die sich über ein Jahr erstrecken, mitteilen. Ich habe wesentlich *menschliche Zahnpulpen* untersucht, dann noch die des *Kaninchens* und zwar mit der vitalen Methylenblaumethode. Zur Färbung der markhaltigen Nervenfasern, die in die Wurzelpulpa eintreten, habe ich die Osmiumsäure benutzt. Diese Färbung giebt sehr gute Uebersichtsbilder und gelingt immer. Dieselben giebt auch die Freud'sche Modification der Goldmethode, die nur Axencylinder färbt. —

Es ist nun schon mehrmals beschrieben worden, dass markhaltige Nervenfasern, zu Bündeln vereinigt, wesentlich im Centrum der Wurzelpulpa verlaufen, wo sie den Gefässen folgen. In der Kronenpulpa findet nun die hauptsächlichste Verzweigung der Fasern statt, was man am besten in der Molarenpulpa sieht. Aus der Mitte der Kronenpulpa strahlen die Fasern nach der Peripherie. Morgenstern unterscheidet nun in der Kronenpulpa zwei verschiedene Fasersysteme, nämlich ein centrales und ein unter der Odontoblastenschicht mit dieser parallel gehendes, parietales Fasersystem, was ich besonders mit der Golgimethode bestätigen kann. Dass diese parietalen Fasern noch markhaltig sind, sieht man in Osmiumpräparaten. Im Gegensatz zu den meisten anderen habe ich nun, was die menschliche Zahnpulpa betrifft, mit der Golgimethode meine besten Resultate erzielt. Morgenstern meint, dass die Odontoblastenschicht sich dieser Methode gegenüber indifferent verhält. Römer meint im Gegenteil, dass die Zone der Odontoblastenschicht und des jungen Dentins die einzigen Stellen sind, wo man, wenn auch nichts sicher Beweisendes, doch wenigstens etwas sieht, das man für Nerven halten kann, während er im übrigen Gewebe, sei es Pulpa oder Zahnsäckchen, ausser massenhaft unregelmässig gestalteten Chromsilberniederschlägen, fast nichts gefunden

habe, so dass nach seinen Erfahrungen bei Untersuchung der Zähne auf Nerven von der Golgimethode wenig zu erwarten ist. Ich habe auch mit dieser Methode viele Misserfolge gehabt.

Schliesslich ist es mir, und zwar, wie ich glaube, zum ersten Male mit der Golgimethode gelungen, in der menschlichen Zahnpulpa die Nervenfasern bis zu Ende der Odontoblastenschicht zu verfolgen und deren Zusammenhang mit den parietalen Fasern näher untersuchen zu können.

Figur 1 zeigt einen Schnitt durch das eine Horn einer menschlichen Bicuspidatenpulpa. Der Bicuspis wurde im Frontalplan gespalten, so dass die Pulpa in der einen Hälfte liegen blieb und wurde nun in die „Golgi-Ramon y Cajal'sche Flüssigkeit" gelegt. Später kam er in $^{3}/_{4}$ $^{0}/_{0}$ Silbernitratlösung, nachher in abs. Alkohol. Dann erst habe ich die Pulpa herausgenommen. Die Pulpa hatte sich während der Härtung von den Wänden der Pulpakammer zurückgezogen und auf diese Weise habe ich fast die ganze Odontoblastenschicht mitbekommen. Auch einige Odontoblastenfortsätze sind aus den Dentinkanälen herausgerissen worden.

Die Pulpa wurde in Celloidin schnell eingelegt und in dicke Schnitte zerlegt. Ein Schnitt, der im Frontalplan liegt und durch die Mitte des Pulpahorns geht, zeigt nun sowohl die centralen wie die parietalen Nervenfasern. Der Schnitt in Figur 1 liegt mehr seitlich und zeigt fast nur das parietale System. Die Fasern sind alle tiefschwarz gefärbt und mehr oder minder varicös. Die Gefässe sind braungelb gefärbt (nicht gezeichnet). Man sieht nun, wie diese parietalen Fasern parallel mit der Odontoblastenschicht gehen, aber nicht direct unter dieser, sondern etwas tiefer liegen, wie man auch früher darauf aufmerksam gemacht hat. In der Spitze des Pulpahorns biegen sie um und bilden zuweilen schleifenförmige Figuren. Die Fasern, die nun zur Odontoblastenschicht gehen, treten entweder von diesen parietalen Fasern winklig ab, oder eine parietale Faser geht bogenförmig nach oben und teilt sich in der Odontoblastenschicht.

Den genaueren Verlauf zwischen den Odontoblasten sieht man in Figur 2, wo einzelne Fasern sich zwischen den Odontoblasten dichotomisch teilen. Eine Faser legt sich, wie man sieht, an die Basis des

Odontoblastenfortsatzes. Es ist ja aber möglich, dass das während der Präparation geschehen ist. Vielleicht ist es eine tangential umbiegende Faser, wie ich später erwähnen soll, dass solche von Retzius und anderen beschrieben worden sind. Andere Fasern laufen in eine Spitze aus oder lösen sich in feinen Körnchen auf.

Ich gehe nun zu meinen Untersuchungen mit der „vitalen Methylenblaumethode" über. Ich habe sowohl bei menschlichen Pulpen wie bei denen des Kaninchens versucht, die Nerven zu färben. Nach Dogiels und Lawdowskys Modification der Methode ist es mir gelungen, bei menschlichen Zähnen, besonders in der Wurzelpulpa eine gute Nervenfärbung zu erhalten. In der Odontoblastenschicht habe ich aber keine Nerven gesehen.

Dann habe ich Hubers Versuche wiederholt und zwar bei Kaninchen, wo ich in der tiefen Aethernarkose die beiden Carotiden freigelegt habe, dann in diesen eine filtrierte, bis auf 37 °C. aufgewärmte, 1 % Methylenblaulösung (Grübler, rect. n. Ehrlich) in 0,6 % NaCl Lösung, injiciert. Die Menge der injicierten Lösung war verschieden, von 5—80 cm^3. Insgesamt wurde bei 12 Tieren die Injection gemacht. In den meisten Fällen ist es mir nun gelungen, die Pulpa blau zu färben, wie auch Lippe, Zahnfleisch, Gaumen, Zunge. Nach der Injection wurde das Tier getötet, dann habe ich die Zähne in einzelnen Fällen gleich extrahiert, in anderen Fällen habe ich eine halbe Stunde gewartet. Die Pulpen der unteren Molaren nahmen leichter die Färbung an, als die der oberen, wie auch Huber dasselbe bemerkt hat. Die Zähne wurden gespalten und die Pulpa vorsichtig entfernt. Es gelang mir aber niemals, auf diese Weise die ganze Odontoblastenschicht zu entfernen, wie Huber angiebt. Die Pulpa wurde nun in 0,6 % NaCl Lösung auf ein Objectglas gelegt und direct unter dem Mikroskop untersucht. Nur in drei von den zwölf Fällen ist mir die Nervenfärbung gelungen. In den anderen Fällen war die Färbung nur diffus. Die Odontoblasten waren immer etwas stärker gefärbt als das übrige Pulpagewebe. Wenn ich das Maximum der Färbung resp. Oxydation erreicht zu haben glaubte, habe ich die Pulpa in eine conc. Lösung des pikrinsauren Ammoniaks gelegt, später kam sie in die Bethe'sche Lösung, dann in Wasser zur Auswaschung.

Zuletzt wurde die Pulpa in Celloidin schnell eingebettet und in dicke Schnitte zerlegt (50—100 μ). Ich habe auch andere Organe, z. B. Zunge, Lippe, Zahnfleisch, Retina untersucht, und in einem gelungenen Falle habe ich in der Retina eine schöne Nervenfärbung gesehen, wo sowohl die Nervenfasern, wie die Ganglienzellen gefärbt waren. In der Pulpa gelang mir die Färbung besonders in der Wurzelpulpa, aber auch höher hinauf, bis in die Spitze der Kronenpulpa. In der Odontoblastenschicht habe ich dagegen keine Nervenfasern gesehen, wie das Huber gelungen ist. Bei dem letzten Tier (No. 12), wo ich in die eine Carotis 80 cm³ der Lösung injiciert habe, hatte ich eine gute Nervenfärbung erwartet, aber in der Zahnpulpa war, obgleich die Pulpen tiefblau, fast blauschwarz wurden, keine Nervenfärbung eingetreten. Dagegen habe ich in diesen Pulpen auf verschiedenen Stellen Farbenniederschläge gesehen, die teils sternförmig waren, teils auch einen faserigen Charakter zeigten. Die letzten Fasern konnte ich bis in die Odontoblastenschicht verfolgen. Sie waren aber viel zu dick, als dass es Nerven sein konnten. Ich habe dann die anderen blaugefärbten Organe untersucht und in dem intermusculären Bindegewebe und Fettgewebe, besonders der Zunge, eine grosse Menge tiefblauer, scharf conturierter Fasern gesehen, welche als ein Netz die Muskelfasern, bei denen nur die Kerne gefärbt waren, umgaben. Es ist schon möglich, dass einige von diesen Fasern Nerven waren. Die Menge war aber zu gross, dass das alles Nerven sein konnten. Ich habe dann einige Schnitte mit Aetheralkohol behandelt, um sie celloidinfrei zu machen. Dann wurden sie in 2 °/₀ Kalilauge gelegt. Hier verloren einige Fasern die Farbe, wurden stark lichtbrechend, behielten aber die Contur. Ich glaube deshalb, dass die Mehrzahl *elastische* Fasern waren.

Figur 3 zeigt einen Schnitt durch den einen Teil der bei Kaninchen zweiteiligen Molarenpulpa, wo man die Nervenfasern sieht.

Ich gehe nun zu der Frage über, ob die feinen Nervenfasern in die Dentinkanälchen eintreten oder nicht. Hier stehen die Meinungen scharf gegeneinander. Retzius hat gezeigt, wie die Nervenfasern zur Oberfläche der Pulpa gelangt, hier tangential umbiegen und zwischen Pulpa und Dentin verlaufen. Dass sie in die Dentinkanäl-

chen eintreten, hat er aber nicht gesehen und hält es auch für unwahrscheinlich.

Römer will nun zum ersten Male bei der Katze gesehen haben, wie die Nervenfasern in die Dentinkanälchen eindringen und er meint, dass die kolbenförmigen Erweiterungen der Kanäle, die man an der Grenze zwischen Dentin und Schmelz findet, deren Endorgane enthalten.

Es wird nun aber von vielen bestritten, dass, was er gesehen hat, wirklich Nerven sind. Walkhoff hat im Jahre 1899 in seiner Abhandlung „Das sensible Dentin und seine Behandlung" diese Frage behandelt und sieht sie „als unverkalkte Fibrillen des Zahnbeins an, welche den Odontoblasten dicht anliegen und durch den Schnitt teilweise von denselben abgehoben wurden". Was nun den eventuellen Verlauf von Nervenfasern im Dentin betrifft, muss ich nach meinen Erfahrungen dem beistimmen, was Römer in seiner Abhandlung sagt, dass man hier von den drei wichtigsten Färbemethoden zum Nachweis der Nervenfasern, nämlich der Golgimethode, der Goldchloridfärbung, der vitalen Methylenblaufärbung gänzlich im Stich gelassen wird. Alle geben nur körnige Niederschläge, so dass kaum Inhalt von Wandung unterschieden werden kann, geschweige im Inhalt selbst Einzelheiten erforscht werden können. Deswegen scheinen mir Morgensterns Golgipräparate, die im „Archiv für Anatomie und Physiologie" 1896 abgebildet sind, nicht genügend beweisend zu sein. Wenn auch ausser den eigentlichen Dentinkanälchen ein anderes Kanalsystem im Zahnbein existiert, dann beweist die Schwarzfärbung nicht, dass Nerven hier vorhanden sind. Die Schwarzfärbung kann man auch in anderen Kanälen mit der Golgifärbung erhalten, z. B. in den feinen Gallengängen der Leber. Den Uebergang von Pulpanerven ins Zahnbein hat er mit dieser Methode auf alle Fälle nicht gesehen, denn die Odontoblastenschicht ist ja nach ihm, dieser Färbung gegenüber, indifferent. Dass das letztere aber nicht der Fall ist, hat schon Retzius gesehen. Mir selbst ist es sehr unwahrscheinlich, dass die Nervenfasern der Pulpa in die Dentinkanäle eintreten. Wenn ich nach meinen Golgipräparaten urteilen soll, muss ich *die meisten der zwischen den Odontoblasten sich verzweigenden Fasern als Endäste*

ansehen. Wenn man den anatomischen Beweis für den *Eintritt* von Nervenfasern ins Dentin geben wollte, dann müsste man einen oder mehrere Nervenfasern im Zusammenhang mit den parietalen Fasern unter der Odontoblastenschicht bis zum Anfang der Dentinkanälchen verfolgen können, und diesen Beweis hat noch Niemand geliefert.

Resumé.

In der menschlichen Zahnpulpa kann man mit der Ramon y Cajal'schen Modification der Golgimethode sehen, dass von den parietalen Nervenfasern in der Kronenpulpa Fasern in die Odontoblastenschicht hineintreten. Entweder treten sie von den parietalen Fasern winklig ab, oder eine parietale Faser geht bogenförmig nach oben. Zwischen den Odontoblasten teilen sich einzelne Fasern dichotomisch. Die meisten laufen in eine Spitze aus oder lösen sich in feine Körnchen auf. Wahrscheinlich sind die meisten als Endäste zu betrachten.

Die Arbeit habe ich in dem histologischen Laboratorium des anatomischen Instituts in Christiania ausgeführt.

Schliesslich sei es mir gestattet, den Herren Professor Dr. med. G. A. Guldberg und Prosektor Dr. med. F. G. Gade für Ihre wertvollen Winke während der Arbeit meinen besten Dank zu sagen.

Litteraturverzeichnis.

1. Fr. Boll, Untersuchungen über die Zahnpulpa. Archiv f. mikr. Anat. 1868. Bd. IV.
2. G. Retzius, Zur Kenntnis der Nervenendigungen in den Zähnen. Biologische Untersuchungen. Neue Folge IV. 1892.
3. — Ueber die Nervenendigungen in den Zähnen bei Amphibien. Biologische Untersuchungen. Neue Folge V. 1893.
4. — Zur Kenntnis der Endigungsweise der Nerven in den Zähnen der Säugetiere. Biologische Untersuchungen. Neue Folge VI. 1894.
5. C. Röse, Die Nervenendigungen in den Zähnen. Zahnärztliche Rundschau. 1895. Nr. 146/47.
6. M. Morgenstern, Ueber die Innervation des Zahnbeines. Archiv f. Anat. u. Phys. 1896.
7. — Beitrag zur Kenntnis der Nerven in den Zähnen. Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde. 1896.
8. E. Höhl, Beitrag zur Histologie der Pulpa und des Dentins. Archiv f. Anat. u. Phys. 1896.
9. G. C. Huber, The Innervation of the tooth-pulp. Dental Cosmos. 1898.
10. M. Morgenstern, Der gegenwärtige Standpunkt unserer Kenntnis der Zahnbeinnerven. Korrespondenzblatt f. Zahnärzte. 1899. H. 2.
11. O. Römer, Zahnhistologische Studie. Freiburg i. Br. 1899.
12. Otto Walkhoff, Das sensible Dentin und seine Behandlung. Braunschweig 1899.

Erklärung der Zeichnungen auf Tafel VIII.

Fig. 1. Schnitt durch das eine Horn einer menschlichen Bicuspidatenpulpa. Golgipräparat nach Ramón y Cajal. *c* centrale Fasern und Niederschläge; *p* parietale Fasern; *o* Odontoblastenschicht, schematisch. Die Odontoblasten sind weggelassen, wo die Nervenfasern zwischen sie eintreten, damit letztere deutlicher gesehen werden sollen. Das Präparat ist mit dem Zeiss'schen Zeichenapparat nach Abbé, Zeiss Obj. D.D. Oc. 2 in acht verschiedenen Teilen gezeichnet. Dann sind alle Teile zusammengesetzt und auf Kalkierpapier zu einem Ganzen vereinigt.

Fig. 2. *O* Odontoblastenschicht mit darin eintretenden Nervenfasern, bei *g* ein Gefäss. Mensch. Golgipräparat nach Ramón y Cajal. *O.f* drei Odontoblastenfortsätze. Kalkierung nach einer Mikrophotographie Swift Obj. $^1/_8$. Projektionsoc. 2. Die Nervenfasern liegen in verschiedenen Ebenen im Präparat.

Fig. 3. Der eine Teil der zweiteiligen Molarenpulpa des Kaninchens. Vitale Methylenblau-Methode. *O* Odontoblastenschicht, schematisch; *N* Nervenfasern. Vergrösserung wie Fig. 1.

The Relationship of the Premaxilla in Bears.

By

R. J. Anderson,
Galway.

(With pl. IX and 5 figs. in the text.)

The premaxilla has excited so much interest that some remarks on its conditions and relationships in the Bears and their allies may not be without value. Meckel remarked. „Das Zwischenkieferbein bietet fast noch grössere Verschiedenheiten dar als das eigentliche Oberkieferbein. He considers the bone as composite so far as it consists of a facial limb, and a horozontal palatine limb. These are so very distinct parts in many mammals that one is apt to jump at the conclusion that a separate centre of ossification may lurk somewhere for the palatine part. The dumb-bell-shaped bone in Ornithorhychus seems to bridge over the difficulty, but Meckel was of opinion that he had found a homologue to it in the two-toed sloth. Owen thought that the Prenasal of the pig was its homologue. Turner took exception to the latter statement, and the Consensus of opinion since Rudolphi, Blainville and Meckel, seems to be that the Central plate is to be regarded as Premaxillary. The fact that the bone is unpaired and that it bears certain relations reminding one of the condition in certain reptiles suggests vomerine affinities.

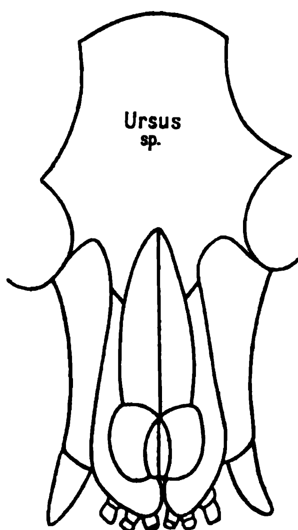
The Premaxilla has also excited some interest because of the part it has played in the vertebrate theory of the skull. It is now no longer even mentioned that the skull consists of vertebral segments, but segmentation of the head is at an early period freely admitted for the vertebrates.

The Premaxilla is sometimes described (Mivart) as a simple appendage of the Maxilla. It is sometimes comparatively insignificant even aborted (Mivart); in Dolphins it becomes a considerable bone whilst the nasals shrink, and in the Dugong and Manattee, the latter disappear altogether. In the rodents the large Incisor teeth account for the great size of the Premaxillae and their articulation with the frontal. Their size in elephants (especially the fossil forms (Meckel) is due to the great tusks inside the jaw. The Hyrax which is allied to the Proboscidea and is a little like Rodents has a short premaxilla more like that in some *Suidae* but a little like that of the cervidae, and still more like the Premaxilla of *Phalangista* vulpina. As for the ruminants the premaxilla is variable, pointed behind and above, it is attached to the Nasal or not, and is like the continuation of the Maxilla forwards. The bones are considerably separated from one another in some genera. The strength of the Premaxilla in the pig is well known. „Ist er in Hippopotamus und sus durch grössere Breite, Länge und, besonders beim ersten, auch Dicke seines obern Astes stärker entwickelt. Die Gaumenlücke ist daher etwas kleiner und liegt fast ganz zwischen beiden Aesten, indem nur ihr hinterer Teil durch die Gaumenäste des Oberkiefers verschlossen wird.“ (Meckel.)

There is some variations in the Suidae. Thus I note in one skull (wild pig) in H. M. the maxillo-nasal articulation is 18 mm in length in another (H. M.) 21 mm, in another (G. M.) 12 mm. A Papuan pig (H. M.) 33 mm. Considering the size of the head, 12 mm are not a great distance for the pointed nasals to be separated from the frontals.

Mivart mentions significantly, that the length of the skull does not bear any relation to the length of the Premaxillae, he instances the anteaters in which the length of the nasals is very great compared with the the small Premaxillae that are slung on in front. „Bei den Zahnlosen ist es ausserordentlich klein, unter allen Tieren hier und bei den Fledermäusen und Nashörnern wohl am kleinsten, und bald fast nur aus dem sehr gerade absteigenden obern, bald bloss aus dem horizontalen Aste gebildet.“ — „doch fliessen die Gaumen-

äste überall in der Mittellinie zusammen". Largest in Dasypus, in which there is a small thin lower branch, it is smaller in Myrmecophaga the beginning of an upper, in addition to the lower, is found in Bradypus. „Beim Ai ist auch dieser fast ganz verschwunden, und die beiden ganz verwachsenen Zwischenkieferbeine bilden nur eine rautenförmige, mit keinem Knochen fest verbundene, vor dem Ende der Gaumenteile des Oberkiefers liegende quere Platte, die im Wesentlichen mit dem untern Zwischenkieferbeine des Schnabeltiers auffallend übereinkommt."



Meckel also mentions the fact that he found a roundish four cornered bone in front of the nasal in the Unau (Choloepus). „Hier ist daher auf ähnliche Weise wie beim Schnabeltier der Zwischenkiefer, nur mit dem Unterschiede geteilt, dass bei diesem der Säugetiertypus mehr befolgt ist."

Meckel refers to the attenuated character of the Premaxilla in the Carnivora and the Didelphidae; Owen also later refers to the same fact. The smallness of the upper or facial branch is most to be remarked.

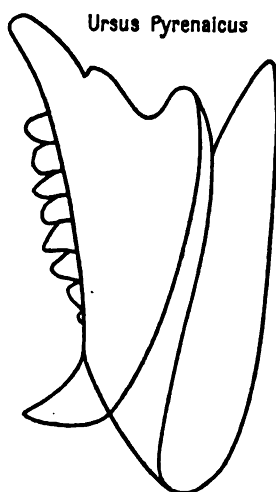
The felidae, although they present varying conditions in the level of the summit of the naso frontal suture, which, in Leo and pardalis, is on the same level as the maxillo frontal summit, and is much different in the Tiger — the Cat, in this, resembles the latter rather than the former, — appear all to have a considerable interval between the frontals and the Premaxillae.

The Canidae present in the matter of the premaxillae some points of interest, this group is polyphyletic as Professor Wilhelm Krause reminds me, and this accounts for a difference which may be due to imperfect convergence. In some forms the Premaxillae reach much higher, indeed almost touch, in C. Aureus, the frontals. In C. Vulpes the approach is closer than in C. familiaris and I think

I have seen a skull of C. Lupus in which the Maxilla touched the Nasals for a very short distance. Take a Canis familiaris (Var.)

Naso-frontal articulation	= 12 mm
Naso P. M.	= 25 mm
Naso M.	= 35 mm

The Premaxilla 60 mm long. Breadth along alveolar margin 30 mm the Naso-frontal articulation at its summit is 10 mm higher than the summit of the Maxillo-frontal. In a St. Bernard dog, the maxillo nasal suture was 60 mm long.



Hyaena has the premaxillae just touching the frontals, whilst the fronto-nasal summit is 5 mm below the level of the front maxillary suture.

The Premaxillae of the Common Seals (Phoca vitulina and Halichaerus grypus), and Cystophora, as well as of the walrus do not articulate with the frontals. The Premaxilla. although 90 mm long and 7 mm broad above. in Cystophera, and 10 mm broad behind, is 35 mm removed from the nasals.

The premaxillae touch the frontals in Herpestes, these bones approach in Genetta tigrina and Mustela Marten, in the former they sometimes touch. The frontals and Premaxillae almost touch in Procyon. The elongation is not sufficient to bring the premaxillae so high in Mellivora capensis.

In Procyon lotor. the fronto nasal articulation	= 17 mm
— and Premaxillo-nasal . . .	= 15 mm

Owen refers to the articulation of the Premaxilla with the frontal in Bears. He says the facial part of the skull is longer in Ursus ferox than in Ursus arctos, and the Nasal processes (Antlitzäste) are much longer and more slender, and articulate directly with the anterior processes of the frontals. In the brown bear, the maxillaries articulate with a small part of the nasals and shut out the prema-

xillae from the frontals. In all the Genus Ursus, examined by myself, the premaxillae touch the frontals. The Skull in *Ursus Malayanus* is short and broad in front, and the parietal region rounded, the length of the Naso-Premaxillary articulation = 26 mm and of the Naso frontal articulation = 12 mm. The breadth of the Premaxilla-frontal articulation = 4 mm. The breadth of the Premaxilla along the alveolar margin 20 mm.

Ursus Americanus.	Naso-Premaxilla .	37 mm
	Naso-frontal . . .	24 mm
Breadth of Fronto-Premaxill articulation		4 mm
Breadth of Premaxilla at alveolus . .		30 mm

Summit of Nasal at the same level as fronto-maxillary articulation.

	Nasal-Premaxilla . . .	45 mm
Ursus sp. —	Naso-Frontal	40 mm
P. M. Frontal suture		4 mm oblique
Breadth of P. M. below		30 mm.

The Fronto-Premaxillary Suture is 11 mm in front of orbit.

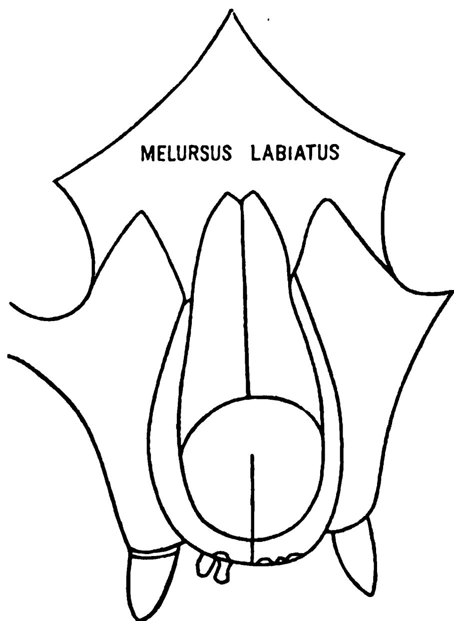
Ursus Maritimus	Med. Naso-Premax. articulation	45 mm
	Naso-Frontal	44 mm
Fronto-P. M. artic.		2—3 mm
Breadth below		36 mm

The Premaxillo frontal articulation is 9 mm in front of the orbit. The summit of nasals is 25 mm above the summit of the maxillo-frontal articulation, whilst in U. Malayensis the summit of nasals is only 2 mm above fronto maxillary suture. In the Ursus sp. already referred to the Nasal tops are 15 mm. above the maxillaries. In a full grown U. Maritimus (Thalassarctos Maritimus) the nasals are 4 inches long, and the premaxillae 5 inches. The distance of the lower border of the Nasals from the alveolar Margin is $3^1/_4$ inches, the Naso-premaxillary articulation is 45 mm.

In *Ursus Pyrenaeus* the distance from the alveolar margin of the Premaxilla to the nasal in the middle line is $2^3/_8$ inches. The Naso-premaxillary suture is three inches in length. The Premaxilla is one inch wide below by $3^1/_4$ inches in length. The Nasal 3 and the maxilla $3^3/_4$ inches. The maxilla is thus shut off from the nasals. (D.)

In *Ursus labiatus* the length of the skull is one foot, and the premaxilla (facial portion) four inches. The Premaxilla is nearly one quarter of an inch across at the lower end of the nasals. She bone tapers from this to its point of articulation with the frontals. The measurement from the incisor alveolar margin to the lower border of the nasals is $2^1/_4$ inches. The naso-premaxillary articulation is 2 inches in length. (D.)

Ursus Arctos. Length of skull 1 foot 2 inches. Nasals are $2^1/_2$ inches by half an inch broad. Premaxilla is $4^1/_4$ by $^3/_8$ of an inch broad at the level of the lower end of the nasals. This is in excess of U. labiatus. The alveolar margin is $2^3/_4$ inches from the lower border of the nasals. It is $1^3/_4$ inches from the upper border of nasals to the line of articulation with the frontal. The Naso-premaxillary suture is $2^1/_8$ inches. (D.)



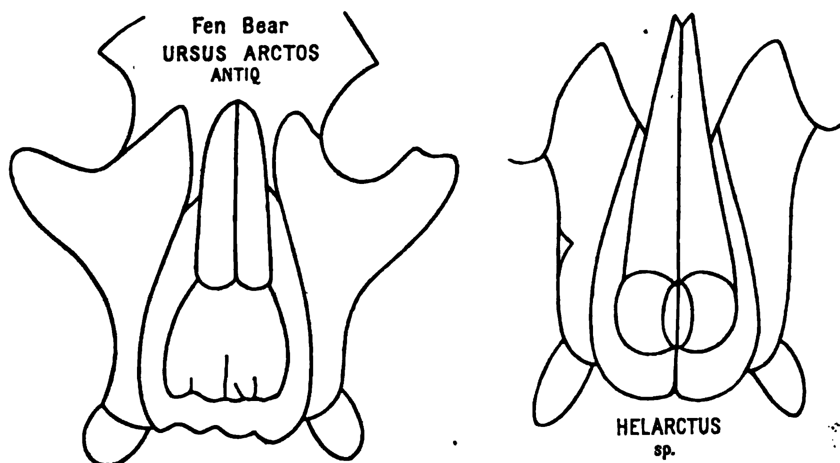
In the *Himalayan Bear*, the Premaxillae reach farther up and back than in Ursus arctos and Ursus labiatus. The distance from the alveolus to nasal is $2^1/_4$ inches. The Naso-premaxillary suture is $1^3/_8$ inches. The *Maxillay*-Premaxillary suture is $3^3/_8$ inches. (D.)

Helarctos has a skull 1 foot in length. Nasal is 3 inches, Premaxillary 4 inches. Alveolar margin to nasals $2^1/_8$ inches. Naso-premaxillary suture $1^1/_2$. (D.)

The fen Bear (D.) of which specimens are found in bogs in Ireland and elsewhere is considered to be a variety of Ursus arctos. The Maxillary premaxillary suture, in the specimen examined, is $3^1/_2$ inches long, Naso Premaxillary suture $1^3/_4$ inches, Alveolus to Nasal $2^3/_4$ inches.

In the Brown Bear Owen mentions that the Maxillae by articulating with the nasals shut out the Premaxillae from the frontals. This is not the case in Ursus Pyrenaicus, the Brown Bear of the Pyrenees.

The two ossicles sometimes found in Monkeys (Gorilla) and the ossifications in the fronto Maxillary articulations in U. labiatus (Melursus labiatus) are wormian. Edentates loke birds show a disposition to consolidate ligaments, a fact that is not without significance. The bone referred by Meckel in Choloepus and the Condition of the Premaxilla in Bradypus and bats, is susceptible of various interpretations.



Meckel gives credit to Blainville but still more to Rudolphi in the passage from his Anatomy given above.

Meckel refers to the Reptilian character of the Arctoidea in the section on the Alimentary Canal, which approaches in its characters the condition of a Mesogastrium as in some other aberrant mammals. They seem indeed, of a systematic value different from the Cynoids and Ailuroids. The vomerine groove in its relations to the Premaxillary groove is here also worth noting.

The presence of odd vomerine prolongations in the palate suggests naturally enough in the case of some reptiles morphological questions in of great interest as do the elongated facial parts of the premaxillae in some lizards and birds.

A rapidly enlarging ossific district may mean the curtailing of some other ossific district, and a falling short absolutely or relatively may lead to the deposit of wormian bones ultimately or the growth of an adjacent bone or the revival of some ossicle which has long since disappeared.

De Blainville figures the fronto-premaxillary suture in Ursus Malayanus as in front of the orbit. If De Blainville's skull was Helarctos we have there a variety. In the specimen described here the suture is 4 mm further back than the anterior margin of the orbit. It is different in Ursus Americanus and polaris, for in the former the suture is 6 mm and in the latter 10 mm in front of the anterior margin of the orbit.

The figure of Ursus ornatus given by De Blainville shows the nasals very short, the frontals reach farther forward owing to the shortened nasals. The Premaxillae are broader at the upper end than is usual. Herpestes, Procyon and Paradoxurus are all figured, but many of his other figures are old skulls. The groove referred to above is in U. Malayanus, 8 mm in front and 4 mm behind as measured from edge to edge.

The follow summary may be given for the species examined or referred to! —

1. Whilst with rare exceptions the Premaxillas articulate with the frontals in the ursidae the line of suture varies in position.
2. The articulation varies in the length and character.
3. The fronto nasal articulation varies in position with reference to the orbit. It is in front in Malayanus of the summit of the fronto-maxillary suture, on the same level in Ursus Americanus, and labiatus and much further back in Ursus (Thalassarctos) maritimus.
4. In some of the Canidae the P. Maxillae approach the frontals but in others a considerable interval is placed between these bones.
5. The allies of the bears resemble the latter in the approximation or actual Contact of the frontal and maxillae. The Condition in seals is remotely different.

H. M. in above record means Hunterian Museum, Glasgow. (*D.*) Institutes of Science Dublin. (*G.*) Galway Queens College, Museum.

The skulls figured in the plate IX. are from left to right abore; Malayanus, Hyaena (sp.) below Thalassarctos, Labiatus, Americanus, Ornatus and Tibetanus belonging to the Paris Collection, I have examined.



Ueber die Bedeutung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo und über die ihm homologen Teile bei den Embryonen der niederen Wirbeltiere.*)

Von

Fr. Kopsch.

(Mit Taf. X und 18 Fig.)

Inhalt.

[1]) Vortrag gehalten auf dem V. Internationalen Zoologen-Congress. Berlin, 12.—16. August 1901.

I. Einleitung, historische Bemerkungen, Ergebnisse, Technisches.

Die Bestimmung der dem Vogelprimitivstreifen homologen Teile der Embryonen niederer Wirbeltiere ist nur möglich entweder, wenn die Art seiner Entstehung oder wenn sein Schicksal bekannt ist; — die Kenntnis seiner morphologischen Charaktere allein hat sich als nicht ausreichend hierfür erwiesen.

Ehe nicht entweder die Entstehung oder das Schicksal des Primitivstreifens genügend bekannt ist, fehlt der Homologisierung die sichere Grundlage.

Einseitige Betonung einzelner morphologischer Charaktere des Primitivstreifens, ungenügende Erkenntnis und Beachtung der Thatsache, dass der Primitivstreifen in den einzelnen Abschnitten seiner Entwicklung nicht ein und dasselbe Gebilde ist, sind neben unzureichender Kenntnis der verglichenen Entwicklungsvorgänge und Entwicklungszustände der niederen Wirbeltiere die Ursache vieler unrichtiger Homologien geworden.

Die *morphologischen Charaktere des Primitivstreifens* zu verschiedenen Zeiten seiner Entwickelung sind (abgesehen von den jüngsten Stadien) verhältnismässig genau bekannt und sind bei dem jetzigen Stande der Mikrotechnik jederzeit mit Leichtigkeit zu untersuchen.

Seine *Entstehung* aber ist bisher noch nicht genügend festgestellt und zwar wohl hauptsächlich deswegen, weil die jungen Entwicklungsstadien des Hühnchens wenig Anhaltspunkte bieten zur deutlichen Erkennung der ersten Anlage des Primitivstreifens.

Die Feststellung seiner *Bedeutung für den Aufbau des Embryos* bietet geringere Schwierigkeiten insofern, als von Stadien ausgegangen werden kann, in welchen der Primitivstreifen deutlich ist.

Deshalb habe ich im Verlauf meiner vergleichenden Untersuchungen über Gastrulation und Embryobildung zunächst beabsichtigt, festzustellen, erstens ob überhaupt Zellenmaterial des Hühner-Primitivstreifens verwendet wird zum Aufbau des Embryos, und zweitens, in welcher Weise dies geschieht, um mit den hier gewonnenen Kenntnissen an die Deutung des Säugetierprimitivstreifens herantreten zu können, denn ich bin der Meinung, dass man vom Vogelprimitivstreifen

aus die Zustände des Säugetier-Primitivstreifens wohl direct wird ableiten können, dass aber der umgekehrte Weg nur die Verwirrung vermehren kann.

Da nun aber die Wiederholung der von den früheren Autoren genügend behandelten und verwendeten Thatsachen der normalen Entwicklung hierzu wenig geeignet ist, sondern neue Beweise auf neuen Wegen gefunden werden müssen, um im Schwanken der Ansichten einen stärkeren Ausschlag nach der einen oder anderen Seite zu gewinnen, so versuchte ich am Primitivstreifen Erkennungspunkte zu schaffen, deren spätere Lage zum Embryo Schlüsse gestattet auf die Verwendung des Primitivstreifen-Materials.

Auf demselben Wege hatte schon vor mir der englische Forscher Assheton [*1*], etwas später als ich die Amerikanerin Florence Peebles [*11*], dasselbe Ziel zu erreichen gesucht, während J. Jablonowski [*6*] in geschickter Weise die Zustände zweier Hemmungsbildungen zu demselben Zwecke verwendete.

Assheton, Jablonowski und ich stimmen darin überein, dass der Primitivstreifen sich in den Embryo verwandelt;[1]) F. Peebles Stellung vermag ich nicht zu präcisieren; aus den von ihr mitgeteilten Versuchen scheint mir hervorzugehen, dass der Primitivstreifen sich in den Embryo verwandelt, doch sprechen dagegen einzelne Schlussfolgerungen, welche sie selber macht, während sie in anderen Sätzen für die Verwendung des Primitivstreifenmaterials zum Aufbau des Embryos eintritt.

Auf die Ansichten von Mitrophanow [*10*], welche gegründet sind auf unrichtigen Voraussetzungen und irriger Auslegung der Litteratur, kann ich hier leider nicht eingehen, da Herr Mitrophanow nicht erschienen ist, um seinen angekündigten Vortrag zu halten, denn *ich* möchte nicht

---

[1]) Assheton S. 354. „We are, I think, bound to conclude, that the primitive streak is converted directly into a part of the embryo, that is to say, the part of the embryo posterior to, and including the first pair of mesòblastic somites.“ — Jablonowski S. 20. Die Embryonalanlage bildet sich „nicht vor dem Primitivstreifen, sondern im Bereich desselben“. „Das Gebiet, für welches sich dies nach dem Mitgeteilten mit Sicherheit behaupten lässt, reicht also vom ersten Ursegment an nach hinten bis etwa zum zehnten. Hier schliessen sich dann die Befunde Gassers an, welche entsprechende Vorgänge für den Rest des Rumpfes beweisen.“

einen Abwesenden anschuldigen. Deshalb muss ich die Kritik der Untersuchungsmetodik und der Beweisführung dieses Autors auf eine andere Gelegenheit verschieben.

Es ist überhaupt merkwürdig, dass noch behauptet werden kann, der Primitivstreifen habe keinen Anteil am Aufbau des Embryos, nachdem durch Gassers [*3*] Untersuchungen klar und überzeugend gezeigt worden ist, dass der hintere Teil des Hühnerembryos (vom 10. Ursegment an) durch Umwandlung des Primitivstreifens entsteht. Vielmehr kann heute nur noch versucht werden zu erfahren, wie weit rostral das aus dem Primitivstreifen entstandene Gebiet des Embryos reicht. Auf die Feststellung dieses Punktes zielen in letzter Linie die Untersuchungen von Jablonowski [*6*] und mir [*8*].

Jablonowski hat zwei Hemmungsbildungen von Hühnerembryonen beschrieben, bei denen der Primitivstreifen in seiner charakteristischen Structur erhalten ist im Bereiche der vorderen Ursegmente. Bei einem der Embryonen sind deutliche Spuren der Primitivstreifenstructur, bestehend in der Verbindung von Ectoderm und Chorda, noch eine kleine Strecke rostral vom ersten Ursegment vorhanden.

Aus diesen Thatsachen schliesst der Autor, dass der Hühnerembryo sich „nicht *vor* dem Primitivstreifen, sondern *im Bereich desselben* bildet“ und dass noch ein hinterer Teil des Kopfes aus dem Primitivstreifen entsteht. Letzterer Schluss ist in Uebereinstimmung mit der von His [*5*, S. 335] vertretenen Anschauung, „dass beim Vogelkeim die Primitivrinne früher Stufen weit in das Kopfgebiet hineinreicht“ (s. auch His [*4*], S. 77).

Diesen Ausführungen kann ich durchaus beistimmen auf Grund meiner experimentellen Untersuchungen, über welche ich auf der 12. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Kiel berichtet habe. Damals habe ich mich beschränkt auf die Beantwortung der Frage, ob der Primitivstreifen Anteil nimmt am Aufbau des Embryos. Die weitere Frage, wie weit rostral das ursprüngliche Primitivstreifengebiet reicht, habe ich nicht erschöpfend beantwortet, sondern habe mit Rücksicht darauf, dass es sehr schwer ist, die Marke genau am vordersten Ende des Primitivstreifens anzubringen, darauf hingewiesen, die Entscheidung dieses Punktes durch vergleichende Betrachtung zu

finden. Bei einer solchen Betrachtung „stellt das vordere Ende der Chorda eine Marke von grösstem Werte dar“, denn nachdem einmal nachgewiesen ist, dass der grösste Teil der Chorda aus dem Primitivstreifen entsteht, ist dasselbe wohl auch für ihr vorderstes Stück sehr wahrscheinlich.

Als weiteres Ziel bezeichnete ich, (in demselben Vortrag) am Primitivstreifen die genauen Grenzen der einzelnen Bezirke des embryonalen Körpers festzustellen. Zu dieser Fragestellung wurde ich geführt durch die von mir [*7*, *8*, *9*] festgestellten Vorgänge bei der Embryobildung der Selachier, Teleostier, Amphibien.

Für die Teleostier (Trutta fario) [*7*] hatte ich gezeigt, dass ein Gegensatz besteht in der Bildung des Kopfes und derjenigen von Rumpf und Schwanz; ich hatte weiter (zum ersten Mal) *objectiv bewiesen*, dass das Längenwachstum des Forellenembryos durch die Anfügung neuer Segmente am *hinteren* Körperende vor sich geht und dass das Material dazu im Wesentlichen geliefert wird von einer Wachstumszone, dem Knopf, in welchem wieder besondere Centren für die durch die ganze Länge des Rumpfes und Schwanzes durchgehenden dorsalen und ventralen Organe des Embryos vorhanden sind. Dasselbe habe ich für Selachier und Amphibien festgestellt.

Bei der Untersuchung des Hühnerprimitivstreifens handelt es sich nun mit Rücksicht auf die genannten Punkte darum, festzustellen, welche Strecke des ursprünglichen Primitivstreifengebietes in die Bildung des Kopfes einbezogen wird, welche Strecke den Rumpf, welche den Schwanz liefert; ob und an welcher Stelle des Primitivstreifens das Material der ventralen Teile des postanalen Körperabschnittes liegt. Eine weitere Frage ist es dann, die Ausdehnung und Abgrenzung dieser Bezirke an jüngeren und älteren Primitivstreifen festzustellen.

Alle diese Fragen hatte ich mir schon vor der Versammlung in Kiel gestellt und sie mir auch zum grössten Teil beantwortet. Im Vortrage aber habe ich dieselben nur gestreift, weil mir die Ergebnisse meiner Versuche noch nicht genügend erschienen zu einer beweisenden Darlegung dieser Zustände. Material zur Beantwortung dieser Fragen ist aber in den in Kiel mitgeteilten Thatsachen schon reichlich vorhanden. Da mir aber noch einige Schlussglieder fehlten.

so habe ich mich damals im Wesentlichen darauf beschränkt, nachzuweisen, dass sich der Hühner-Primitivstreifen vollständig in den Embryo umbildet.

Um die noch fehlenden Glieder der Beweiskette zu erhalten und noch reicheres Thatsachenmaterial zu sammeln, habe ich meine Versuche an verschiedenen alten Primitivstreifen fortgesetzt und die Operationsmethode verfeinert. Ich hoffe dieselbe noch weiter ausbilden zu können und werde dieselbe alsdann ausführlich veröffentlichen.

Als Resultat meiner Untersuchungen stelle ich folgende Sätze auf:

Der Primitivstreifen und das seitlich von ihm liegende Zellmaterial ist (seiner prospektiven Bedeutung nach) Embryo. Letzterer wird erst sichtbar durch die (im Wesentlichen) in caudaler Richtung fortschreitende Differenzierung des Primitivstreifenmaterials.

Aus dem rostralen Teil des Primitivstreifens entsteht der Kopf, soweit derselbe Chorda enthält. — Die rostral von der Chordaspitze befindlichen Teile des Kopfes liegen vor dem rostralen Ende des Primitivstreifens. —

Der caudale Teil des Primitivstreifens enthält das Material für Rumpf und Schwanz; das am meisten caudal befindliche Stück enthält die ventralen Teile des postanalen Körperabschnittes, welche erst nach Erhebung der Schwanzknospe in ihre ventrale Lage gelangen.

Der Primitivstreifen ist also vor dem Auftreten des sogenannten Kopffortsatzes homolog der ganzen Embryonalanlage + dem Randring einer entsprechenden Selachier- oder Teleostierkeimscheibe.

Der Primitivstreifen eines Hühnerembryos von ein oder mehr Ursegmenten ist homolog dem unsegmentierten hinteren Körperende + der Wachstumszone + dem Randring einer entsprechenden Selachier- oder Teleostierkeimscheibe.

Was also auf den jüngeren Stadien der Hühnerentwicklung rein descriptiv als Primitivstreifen bezeichnet wird, ist seiner prospektiven Bedeutung nach, also auch seinem morphologischem Wert nach, nicht ein und dasselbe Gebilde. Morphologisch gleichwertige Gebilde sind nur die jüngeren und älteren Primitivstreifen bis zum Auftreten des sogenannten Kopffortsatzes. Von der Erscheinung des letzteren an wird die prospektive Bedeutung desjenigen Gebildes, welches wir de-

scriptiv noch als Primitivstreifen bezeichnen, bei fortschreitender Entwicklung immer mehr eingeschränkt.

Die Beweise für diese Sätze hoffe ich zu liefern durch die Beschreibung und Besprechung der folgenden sieben Embryonen, welche auf älteren und jüngeren Stadien an verschiedenen Stellen operiert worden sind.

Bei der Verwertung der Operationsresultate sind von besonderer Bedeutung zwei Punkte, welche die Grundlage bilden für die Schlussfolgerungen. Sie verdienen deshalb eine besondere Erörterung:

Die drei grössten Schwierigkeiten einer Untersuchung des Primitivstreifens, bei welcher auf operativem Wege Marken geschaffen werden, deren spätere Lage zum Embryo Schlüsse gestatten soll auf die Verwendung des direct betroffenen und des anliegenden Materials, sind (wenigstens bei der Hühnerkeimscheibe): 1. die bekannte Erscheinung, dass die Keimscheiben und Embryonen verschiedener Eier trotz gleicher Bedingungen ungleich weit entwickelt sind. 2. Dass das vordere und das hintere Ende des Primitivstreifens an der frischen, lebenden Keimscheibe solange sie auf dem Dotter liegt, nicht deutlich genug erkannt werden können, um eine sichere Anbringung von Erkennungspunkten zu gestatten. 3. Die sehr erhebliche individuelle Variation, über deren Grösse eine Untersuchung von Fischel [*2*] — freilich bei einem anderen Material, der Ente, — genaue Zahlen geliefert hat.

Diese Schwierigkeiten kann man bis zu einem gewissen Grade dadurch paralysieren, dass 1. stets einige Probeeier sowohl zur Zeit der Operation als auch zur Zeit der Conservierung eingelegt werden, dass 2. am Primitivstreifen nicht nur eine Marke, sondern mehrere in genau bekannten Abständen voneinander angebracht werden und dass 3. nur an solchen Keimscheiben operiert wird, an denen der Primitivstreifen oder andere Organe deutlich erkannt werden können.

Die Keimscheiben der Probeeier geben einen gewissen Anhalt für die untere und obere Grenze der Entwicklung der anderen Eier und dienen zugleich als Nachweis dafür, wie der Brutapparat gearbeitet hat.

Das Anbringen mehrerer Marken, deren einzelne Abstände genau

bekannt sind, giebt einen recht sicheren Anhalt über die Lage der einzelnen Operationspunkte; sie ermöglicht vor allem dem kritischen Beurteiler der Arbeit eine gewisse Controle, welche bei Anbringung nur einer Marke fast völlig fehlt und dann durch Glauben und Vertrauen ersetzt werden muss.

Damit ist jedoch in diesem Falle nichts anzufangen.

Welcher Art die Controle sein kann wird man aus den weiter unten folgenden Beschreibungen besser ersehen als es eine lange Auseinandersetzung an dieser Stelle vermöchte.

Die Sichtbarkeit des lebenden Primitivstreifens auf dem Dotter schwankt in hohem Maasse. Sie hängt weniger von den Zuständen des Primitivstreifens selber ab als vielmehr vom Verhalten des unterliegenden Dotters, insbesondere davon, in welcher Art und in welchem Umfange die Verflüssigung desselben eingetreten ist. Jedenfalls findet man stets, selbst unter einer kleineren Anzahl von Eiern, einige Exemplare, an denen der Primitivstreifen deutlich genug erkannt werden kann. Nur an solchen Eiern soll man operieren.

II. Operationen an Embryonen mit ungefähr 1—3 Ursegmenten.

Embryo I.

Der Embryo wird operiert nach Bebrütung von 28 Stunden (bei 38° C. Innentemperatur; maximale nur des Nachts bei höherem Gasdruck erreichte Temperatur 39,9° C.).

Die Keimscheiben von drei Eiern derselben Herkunft, welche zugleich mit dem operierten Ei unter denselben Bedingungen bebrütet und 28 $^1/_2$ Stunde alt conserviert worden sind, haben Embryonen mit 1—3 Ursegmenten.

An der operierten Keimscheibe sind zur Zeit der Operation sehr deutlich die Medullarfalten des Kopfes zu sehen, welche caudalwärts divergieren. Zwischen ihnen und caudal von ihnen liegt ein weisslicher Streifen, dessen rostraler Teil der Chorda, dessen caudaler Teil dem Primitivstreifen entspricht.

Das gegenseitige Verhältnis zwischen der Länge der Medullarfalten und dem hellen Streifen ist in der vor Ausführung der Operation aufgenommenen Freihandskizze (Fig. 1) möglichst genau wiedergegeben.

Dies Verhältnis erlaubt einen Schluss auf das Stadium, welches der Embryo erreicht hat. Es scheint einem Embryo mit 1—2 Ursegmenten zu entsprechen, wie er in Figur 2 dargestellt ist, nach einem der 3 Probeeier, welche eine halbe Stunde später conserviert sind.

Der Embryo wird an zwei Punkten operiert, deren Entfernung genau 2,1 mm beträgt. Die eine Marke wird mit einer nadelförmigen Elektrode auf den Medullarfalten des Kopfes angebracht, die andere auf dem Primitivstreifen mit einer gabelförmigen Elektrode von vier Zinken, deren gegenseitige Abstände 0,35 mm gross sind und zusammen eine Linie von 1 mm Länge bilden. Der vordere Punkt hat, laut Protokoll, das vordere Ende der Medullarfalten betroffen, der hintere liegt noch eine Strecke weit rostral vom hinteren Ende des Primitivstreifens (Fig. 1, 2).

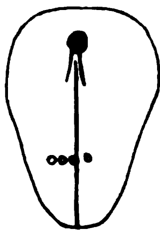


Fig. 1.
Freihandskizze vom Embryo 1 zur Zeit der Operation, um das Verhältnis zwischen Medullarfalten und Primitivstreifen sowie die Lage der Operationsstellen zu zeigen.

Nach der Operation wird das Ei bis zur 52. Stunde bebrütet und alsdann conserviert.

Der Embryo zeigt nach Färbung und Einlegung in Kanadabalsam das in Figur 3 dargestellte Bild. Die Bildung des Kopfes ist beträchtlich gestört, der Rumpf ist winkelig geknickt und zeigt an der Knickungsstelle keine Ursegmente. Dagegen ist der hintere Körperteil normal gebildet.

Betrachten wir die Abweichungen genauer: Das Medullarrohr des Kopfes ist unregelmässig gebogen, die Ausbildung der Hirnblasen ist erheblich gestört, die dem allgemeinen Entwicklungszustand und dem Alter des Embryos zukommende Drehung und ventrale Biegung des Kopfes ist nicht vorhanden. Das Amnion liegt eine Strecke weit vor dem Kopf als ein zusammengezogenes, faltiges Gebilde. Die Bildung der secundären Angenblase und die Linsenbildung sind noch nicht eingeleitet. Die caudale Wand der rechten Augenblase und die rechte Wand der Mittelhirnblase sind unregelmässig gebaut. Das Herz ragt nach links statt nach rechts über die laterale Grenze des Kopfes heraus. Caudal von der rechten Augenblase ist

im Mesoderm eine hellere, zellenärmere Stelle. Auch links von dem linken Gehörbläschen findet sich eine solche hellere Stelle. Eine besondere umschriebene Stelle, an welcher die Operation sich durch Zerstörung von Material geäussert hat, ist, soweit es nach den Flächenbild beurteilt werden kann, nicht vorhanden. Die Schädigung betrifft

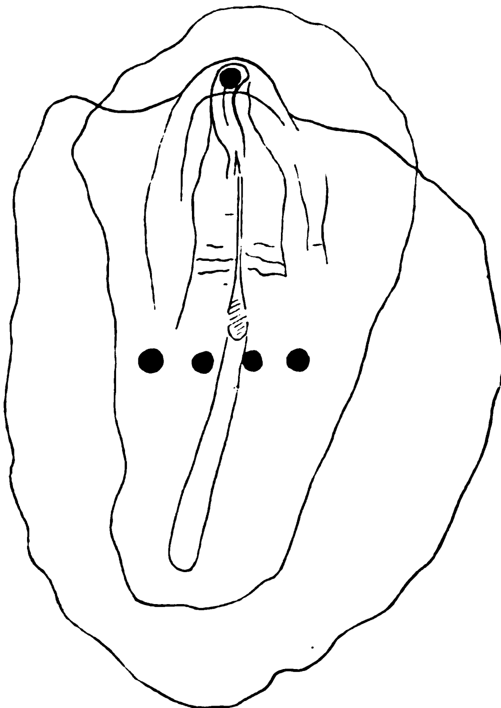


Fig. 2.
Mit dem Zeichenapparat gefertigte Skizze von einem der drei Embryonen, welche unter denselben Bedingungen bebrütet sind wie der operierte, mit eingetragner Lage der beiden Operationsstellen. Maassstab 20 : 1.



Fig. 3.
Embryo I. 52 Stunden alt. Maassstab 20 : 1.

den ganzen Kopf, und zwar am stärksten die rechte Wand der Mittelhirnblase und das seitlich davon befindliche Mesoderm.

Die hintere Operationsstelle liegt ungefähr in der Mitte des vorhandenen Rumpfabschnittes. Vor derselben sind 11 Ursegmente deutlich zu erkennen. Zwischen dem vordersten und dem Gehörbläschen ist bei normalen Embryonen noch ein Segment vorhanden. Bei diesem Embryo ist es nicht zu erkennen. Rechnet man nun, um einen

sicheren Anhaltspunkt zur Zählung der Mesoderm-Segmente zu haben — ohne Rücksicht darauf, ob die dicht hinter den Gehörbläschen liegenden Segmente echte Rumpfsomiten sind —, den dicht hinter dem Gehörbläschen befindlichen Somiten als ersten, so würde die Operationsstelle caudal vom 12. Ursegment liegen.

Infolge der Breite der an dieser Stelle verwendeten Elektrode (4 Punkte in einer 1 mm langen Linie) sind sowohl die axialen als auch die seitlichen Teile des Embryos von der Operation betroffen. Die Medullarplatten sind an dieser Stelle verhindert worden, sich zu den Medullarwülsten zu erheben, sie liegen im mittleren Teil der Operationsstelle ganz flach ausgebreitet. Ihre Zellen zeigen in Anordnung und Aussehen mannigfache Schädigungen. Die Reihe der Ursegmente ist unterbrochen, und zwar sind auf der rechten Seite des Embryos weniger vorhanden als auf der linken, welche überhaupt nicht so stark von der Operation betroffen ist als die rechte Seite. Da nun die Entfernung der cranial und caudal von der Operationsstelle liegenden Ursegmente auf der rechten Seite ungefähr doppelt so gross ist als links, auf dieser Seite aber 2 Ursegmente mehr vorhanden sind als rechts, so wird man die Zahl der rechts an der Bildung gehinderten Ursegmente auf 4, links auf 2 schätzen können. Man erhält dann als Gesamtzahl der Ursegmente 21, eine Zahl, welche dem allgemeinen Entwicklungszustand des Embryos sehr wohl entspricht. Die Operation hat also rechts das Material für wenigstens 4 Ursegmente verhindert, sich zu Segmenten zu gliedern; sie kann nicht 4 schon getrennte Ursegmente betroffen haben, denn in diesem Falle müsste die Operationsstelle schon zur Zeit der Operation grösser gewesen sein, als sie jetzt (24 Stunden nach der Operation) ist. Dies wird wichtig sein bei den Erwägungen über die Stelle, welche von der Operation betroffen worden ist.

Das caudal von der Operationsstelle befindliche Stück des Embryos ist im Wesentlichen normal ausgebildet.

Der Gefässhof ist dem Entwicklungszustand des Embryos entsprechend gross, 9 mm in der queren und 10 mm in der Längenausdehnung. Die Differenzierung aber ist nicht dem Stadium angemessen, insofern als im caudalen Teil noch viele Blutinseln vorhanden sind.

Bei der Verwertung der geschilderten Operationserfolge ist in

erster Linie wichtig die möglichst genaue Umgrenzung der Lage, welche der caudale Punkt zur Zeit der Operation hat. Dies muss zunächst versucht werden:

Bei der Beschreibung der Operation wurde hervorgehoben und durch eine Skizze belegt das gegenseitige Verhältnis der Länge der schon gebildeten Medullarfalten zur Länge des sich daran anschliessenden helleren Streifens, dessen cranialer Teil der schon differenzierten Chorda, dessen caudaler Teil dem Primitivstreifen entspricht. Ferner wurde gesagt, dass drei zur selben Zeit conservierte Keimscheiben Embryonen von 1—3 Ursegmenten enthalten. Nun hat die eine Elektrode den Kopf betroffen und zwar wahrscheinlich näher dem vorderen wie dem hinteren Ende. Da nun die andere Elektrode 2,1 mm von dieser entfernt ist, so kann die Lage derselben näher umgrenzt werden. Freilich stehen einer genauen Bestimmung die zahlreichen individuellen Varianten entgegen, doch ist bei dem weiten Abstand der Elektroden sicher, dass die Operation im Bereich des Primitivstreifens und zwar caudal von derjenigen Region liegt, welche Mitrophanow neuerdings (in unzutreffender Weise) als Wachstumszone bezeichnet hat. Sie soll nach diesem Autor „gerade im Gebiet des vorderen Endes des Primitivstreifens und unmittelbar darüber“ liegen.

Um zu beweisen, dass die caudale Operationsstelle im Gebiet des Primitivstreifens liegt, habe ich 6 Embryonen mit 1—4 Ursegmenten in den Figuren 4—9 skizziert. Dieselben stammen von demselben Eiermaterial wie der operierte Embryo. Drei von ihnen sind die zur Zeit der Operation conservierten Probeeier, drei sind einige Tage später bebrütet und conserviert worden. Auf diesen Skizzen ist der Elektrodenabstand eingetragen. — Dabei muss der thatsächliche Abstand der Elektroden um 10 $^0/_0$ verringert werden, denn soviel beträgt im Mittel die infolge der Eindeckung entstandene Schrumpfung der Embryonen, wie mir eine besondere Untersuchung gezeigt hat. —

Bei Einzeichnung der Elektroden habe ich die Stelle für die craniale Elektrode dicht hinter das craniale Ende der Medullarfalten gezeichnet und damit die ungünstigste Stellung gewählt, denn hierdurch rückt auch die caudale Elektrode weiter cranial. Trotzdem liegt dieselbe bei den vier jüngeren Embryonen im Gebiet des Primitiv-

Fig. 4—9.

6 Embryonen, welche unter denselben Bedingungen bebrütet sind, wie die Embryonen I, II, III mit den eingetragenen Operationspunkten. Die schraffierten Punkte bezeichen die Lage der Operationspunkte für Embryo I, die aus concentrischen Kreisen bestehenden für Embryo II, die punktierten für Embryo III. Maassstab 15 : 1.

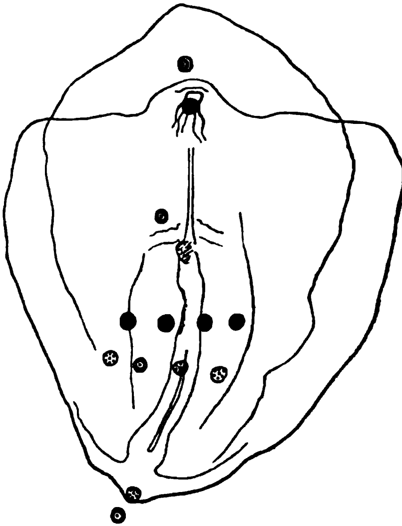


Fig. 4.

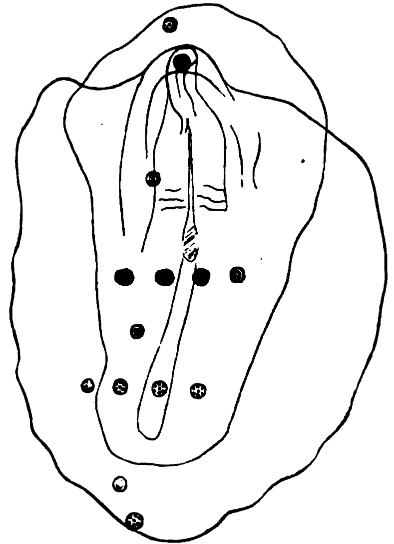


Fig. 5.

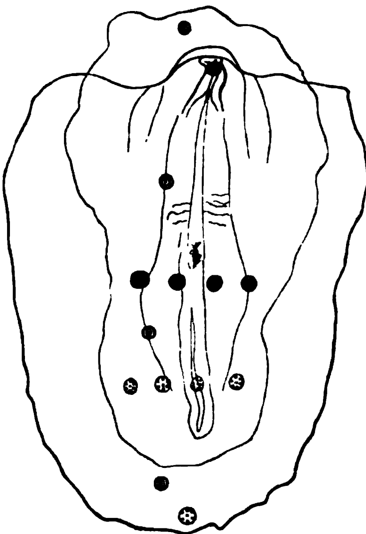


Fig. 6.

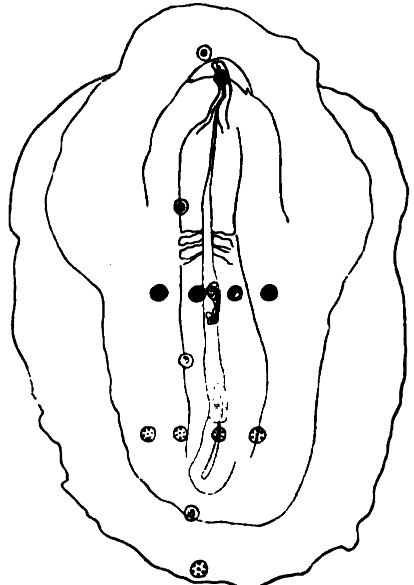


Fig. 7.

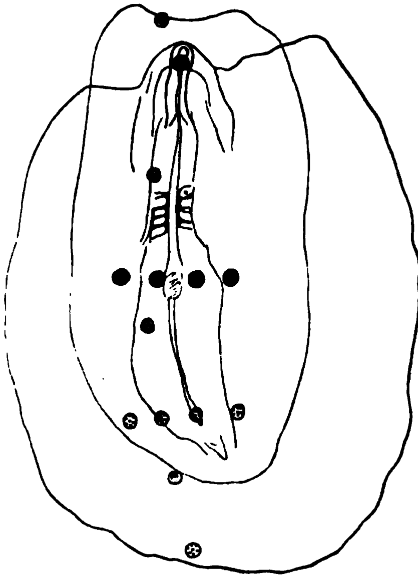


Fig. 8.

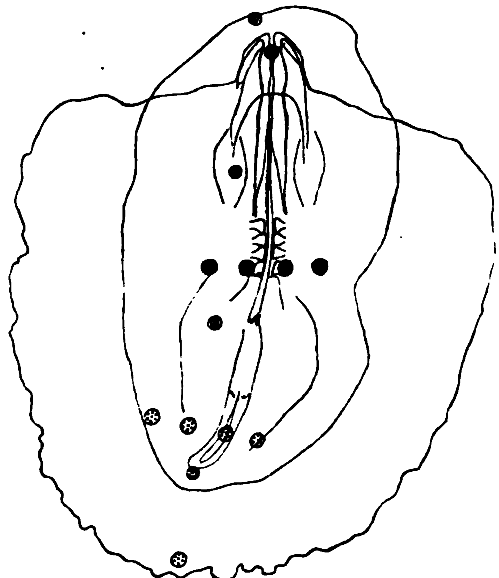


Fig. 9.

streifens mehr oder weniger weit caudal vom caudalen Ende der schon differenzierten Chorda, wo wohl die Wachstumszone Mitrophanows zu suchen ist. Nur bei den beiden Embryonen mit 4 Ursegmenten (Fig. 8, 9) trifft die Elektrode gerade das hintere Ende der schon differenzierten Chorda oder liegt etwas cranial von diesem Punkt.

Nehmen wir nun einmal letzteren Fall an und erklären wir den normalen Zustand des hinteren Körperendes beim Embryo Figur 3 dadurch, dass die Wachstumszone caudal von der Operationsstelle gewesen ist und den hinteren Körperabschnitt ungestört hat bilden können, so müsste die caudale Operationsstelle das vierte Ursegment des Embryos zerstört haben oder hätte caudal hinter demselben gelegen. Da aber beim Embryo Figur 3 die Operationsstelle im Gebiet des 14—17. Ursegments liegt, so würde weiter folgen, dass das 13. Ursegment des Embryos Figur 3 dem vierten Ursegment des Embryos Figur 9 entspricht, und dass vor dem ersten Ursegment des letzteren Embryos die anderen 9 entstanden wären. Dies steht jedoch mit unseren Kenntnissen über die Differenzierung der Ursegmente durchaus im Widerspruch. Die Operationsstelle kann also nicht an der angenommenen Stelle gelegen haben. Würde aber die Operation Mitro-

phanows [10] Wachstumszone zerstört haben, so dürfte sich der hintere Körperabschnitt nicht gebildet haben.

Nachdem so auf indirectem Wege gezeigt ist, dass die Operationsstelle caudal von der Wachstumzone Mitrophanows gelegen haben muss, sollen die positiven Daten hierfür betrachtet werden:

Aus der Kürze der Medullarfalten und dem Verhältnis ihrer Länge zu dem hellen Streifen, wie es in der Skizze Figur 1 angegeben ist, folgt, dass der Entwicklungszustand des Embryos zur Zeit der Operation dem Stadium von 1—3 Ursegmenten entspricht. Wenn wir ausserdem noch bedenken, dass die zum Vergleich benutzten Embryonen (Fig. 4—7) eine halbe Stunde älter sind als der operierte, so dürfte es wohl gerechtfertigt sein, wenn ich als Stadium, in welchem die Operation ausgeführt wurde, die Figur 2 bezeichne. In diesem Fall aber trifft die caudale Operationsstelle die Mitte des Primitivstreifens. Dass dies der Fall gewesen ist, zeigt auch die Handskizze (Fig. 1), welche ich nach beendigter Operation aufgenommen habe, und in welcher diese Stelle eher mehr in der Nähe des caudalen Endes des Primitivstreifens liegt. Da nun, wie der Erfolg zeigt, Medullarrohr und Ursegmentmaterial betroffen worden ist, so muss die betroffene Stelle des Primitivstreifens diese Organe schon enthalten haben. Dasselbe gilt für die caudal und cranial gelegenen Teile des Primitivstreifens. Zugleich folgt aus der Lage der Operationsstelle, dass die Wachstumszone Mitrophanows, welche zudem nicht die morphologischen Charaktere der Wachstumszone der Selachier, Teleostier, Amphibien besitzt, den hinteren Teil des Embryos nicht gebildet haben kann, denn wenn von ihr aus der Rumpf des Embryos gebildet würde, müsste sie entweder die Operationsstelle zugleich mit dem Primitivstreifen nach hinten schieben oder dieselbe umgehen, wie es z. B. die Wachstumszone der Teleostier und Selachier thut.

Embryo II.

Der Embryo wird operiert nach einer Bebrütung von 26 ½ Stunde (bei 38° C. Innentemperatur und 39,8° C. Maximaltemperatur).

Die Keimscheiben von drei Eiern derselben Herkunft, welche zugleich mit den operierten unter denselben Bedingungen bebrütet und 10 Minuten später conserviert wurden, haben Embryonen mit 1—3 Ursegmenten.

An der operierten Keimscheibe sind zur Zeit der Operation, ähnlich wie beim vorher beschriebenen Embryo, die Medullarfalten des Kopfes zu erkennen und caudal von diesen der weisse Streifen entsprechend dem schon differenzierten cranialen Teil der Chorda und dem Primitivstreifen. (Fig. 10).

Zur Operation dient eine Elektrode in Form einer Gabel mit 5 Zinken, deren einzelne Spitzen genau 1,5 mm voneinander entfernt sind. Die Spitzen werden links neben der Mittellinie aufgesetzt und zwar so, dass die zweite Spitze in die Nähe des rostralen Endes der Medullarfalten kommt, die dritte hinter das caudale Ende der Medullarfalten, die vierte ungefähr in die Mitte des hellen Streifens, die fünfte ungefähr an das caudale Ende desselben. Figur 10 ist eine Freihandskizze, welche nach Ausführung der Operation vom Embryo gemacht wurde und die relativen Grössenverhältnisse seiner Teile sowie die Lage der Operationspunkte darstellt (s. auch Fig. 4—9.)

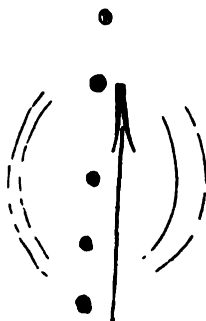


Fig. 10.
Freihandskizze vom Embryo II zur Zeit der Operation, um das Verhältnis zwischen Medullarfalten und Primitivstreifen, sowie die Lage der Operationsstellen zu zeigen.

Nach der Operation wird das Ei bis zur $50^1/_2$ Stunde bebrütet und dann conserviert.

Der Embryo zeigt nach der Färbung und der Eindeckung in Canadabalsam das in Figur 11 dargestellte Bild. Derjenige (2.) Operationspunkt, welcher dicht am vorderen Ende der Medullarfalten angebracht war, hat die vordere Amnionfalte getroffen und die Bildung des Kopfamnion verhindert, so dass der Kopf frei liegt. Der nächste (3.) Operationspunkt liegt links neben der linken Gehörblase. Der vierte hat auf der linken Seite die Medullarplatte im Bereich des 11—16. Ursegments völlig zerstört und hat die Bildung der linken Ursegmente 11—16 verhindert. Der fünfte Operationspunkt hat das hintere Ende des Embryos getroffen und dort das Zellenmaterial weniger abgetötet als vielmehr geschädigt und so die dort eingetretenen Veränderungen indirekt hervorgerufen.

Die Ausbildung des Kopfes ist nur in geringem Maasse gestört.

Die Gehirnblasen sind zwar etwas unregelmässig gebildet, aber doch zur Ausbildung gelangt und deutlich voneinander abgegrenzt. Die Augenanlage zeigt den Zustand, welcher dem Entwicklungsstadium des Embryos entspricht, in dem Anfang der Bildung der secundären Augenblase und dem Anfang der Linsenanlage. Auch die Gehörblasen sind links und rechts gut ausgebildet. Das verschiedene Aussehen derselben in der Figur erklärt sich dadurch, dass das linke Bläschen eine etwas veränderte Stellung zur Körperaxe hat, welche vielleicht durch die in der Nähe liegende Operationsstelle bedingt ist. Die wesentlichste Störung am Kopf besteht in der unterbliebenen Drehung und der nicht eingetretenen ventralen Biegung.



Fig. 11.
Embryo II. $50^1/_2$ Stunde alt. Maassstab 20 : 1. II, III, IV, V sind die 2. 3. 4. 5. Operationsstelle.

Die links neben dem Kopf in der Nähe der Gehörbläschen befindliche Operationsstelle hat Material aller drei Keimblätter zerstört, hat aber das Zellenmaterial, aus welchem der Kopf besteht, nicht betroffen, denn auch die Kiemenspalten sind links und rechts vorhanden.

Der Rumpf bietet bis zum 10. Ursegment nichts besonderes. Caudal vom 10. Ursegment beginnt die durch den 4. Operationspunkt gesetzte Marke. Die rechte Körperhälfte und die Chorda sind nicht betroffen. Der Medullarwulst ist hier in der ganzen Ausdehnung der Operationsstelle vorhanden, die Chorda ist deutlich zu erkennen. Auf der linken Seite aber zeigt das äussere Keimblatt in der ganzen Ausdehnung der Operationsstelle einen Substanzverlust in Form eines unregelmässig begrenzten Loches. Das mittlere Keimblatt hat im Bereiche der Seitenplatten grössere Substanzverluste, welche ebenso wie beim äusseren

Keimblatt durch Zugrundegehen abgetöteter oder abgestorbener Zellen zu erklären sind. Auch im Bereich der Ursegment-Region sind zahlreiche Zellen zu Grunde gegangen oder stark verändert, ein vollständiger Defekt ist aber nicht vorhanden. Es ist jedoch nicht zur Abgliederung einzelner Segmente gekommen, deren Zahl entsprechend der gegenüberliegenden Seite sieben betragen müsste. Diese sieben Ursegmente der rechten Seite liegen dicht aneinander, sind aber deutlich voneinander getrennt. Die Kürze des Raumes, über welchen sie sich erstrecken, dürfte wohl in der Behinderung der Streckung dieses Rumpfteils zu suchen sein, welche durch die Abtötung oder bedeutende Alteration des Zellenmaterials der linken Seite bedingt ist; denn es leuchtet ein, dass ein Material, welches, wie wir gesehen haben, in seinen Differenzierungen gestört ist, auch seine anderen Funktionen, zu welchen das entsprechende Längenwachstum gehört, nicht ausüben kann.

Der auf diese (4.) Operationsstelle folgende Rumpfteil zeigt in seinen rostral liegenden Abschnitten nur geringe Abweichungen von der Norm, wie ein breit klaffendes Medullarrohr und zwei in geringem Grade verbildete Ursegmente auf der linken Seite.

Beträchtliche Veränderungen sind aber am caudalen Körperende eingetreten. Hier sind die einzelnen Organe weit auseinander gerückt, gewissermaassen passiv auseinander gezogen. Linker und rechter Medullarwulst sind durch einen caudal immer breiter werdenden hellen Raum getrennt. Dabei ist die Chorda nicht gespalten, sondern begleitet den linken Medullarwulst. Auch das Mesoderm der Ursegmentregion ist durch breite helle Räume von Medullarrohr und Chorda getrennt. Das seitliche Mesoderm zeigt keine Veränderungen. Die hellen Räume, welche die einzelnen Stücke trennen, sind nicht etwa durch Substanzverlust entstandene Lücken, sie sind vielmehr durch locker angeordnete Zellen gebildet. Dadurch wird die Vorstellung erweckt, dass eine passive Dehnung, etwa die Spannung der sich ausbreitenden Keimhaut, auf das durch die Operation alterierte Material eingewirkt und die geschilderten Veränderungen hervorgebracht hat.

Der Gefässhof ist recht gross, 13 mm in der Längs-, 11 mm in der Querrichtung; er macht einen dünnen, schwächlichen Eindruck.

Die Betrachtung dieses Embryos zeigt, dass an Hühnerembryonen nach Erhebung der Medullarfalten eine recht genaue Anbringung von Operationsmarken an beabsichtigter Stelle möglich ist, denn die Operationsstelle, welche nach dem Protokoll und der Skizze dicht am rostralen Ende der Medullarfalten liegen sollte, hat die vordere Amnionfalte getroffen und die Bildung des Kopfamnions verhindert. Hierbei hebe ich ausdrücklich hervor, dass ich dies nicht etwa aus dem Unterbleiben der Amnionbildung schliesse, vielmehr liegt genau am vordersten Punkt des zusammengedrängten Amnions die sehr deutlich erkennbare Operationsstelle. Ich bemerke hierbei noch, dass dies nicht etwa die erste der fünf Operationsstellen ist, denn diese befindet sich noch ein Stück weiter im Gefässhof.

Von der mithin bekannten Lage der 2. Operationsstelle aus können wir nunmehr mit grösserer Sicherheit die Lage der anderen Operationspunkte zur Zeit der Ausführung der Operation bestimmen. Freilich bietet auch hier wieder grosse Schwierigkeiten die Variation und die Unsicherheit über das Stadium, welches der Embryo zur Zeit der Operation erreicht hatte. Wir werden auch hier wieder wie beim Embryo I bei einer Anzahl verschieden weit entwickelter Embryonen die mögliche Lage der einzelnen Punkte suchen müssen, wobei wir unter Berücksichtigung von 10°/₀ Schrumpfung den Abstand der Elektroden auf 1,35 mm (statt 1,5 mm) einnehmen müssen. Wir erhalten dann folgende Resultate (s. Fig. 4—9): Der 3. Operationspunkt, welcher bei Figur 11 in der Nähe der Gehörblasen liegt, befindet sich etwas rostral vom 1. Ursegment, der 4. Operationspunkt, in Figur 11 dem 11.—16. Ursegment entsprechend, liegt ungefähr an ähnlicher Stelle wie der caudale Operationspunkt beim Embryo I, nämlich in der Mitte des Primitivstreifens, der 5. Operationspunkt entspricht annähernd dem caudalen Ende des Primitivstreifens.

Man mache mir keinen Vorwurf daraus, dass diese Angaben nur annähernd den Ort bezeichnen, an welchem die Operation stattgefunden hat. Bis jetzt sind diese Angaben die genauesten, welche gegeben worden sind. So wünschenswert es auch ist, die Stelle der Operation ganz genau zu kennen, so ist doch bei der jetzigen Ausbildung der Methode die Stelle, an welcher die Operation stattfand, immerhin

so weit abzugrenzen, dass die hier gezogenen Schlüsse gerechtfertigt sind, denn es ist unmöglich, dass bei einem Embryo mit einem Ursegment, welcher trotz 5 Operationsstellen sich in den nicht direct betroffenen Stellen so normal, der Entwicklungszeit und Temperatur entsprechend, entwickelt hat, z. B. die 3. Operationsstelle, welche 1,5 mm von der (2.) das Kopfamnion treffenden entfernt liegt, etwa das erste Ursegment trifft. Das könnte vielleicht der Fall sein bei einem zur Zeit der Operation schon missgebildeten Embryo, welcher sich wohl nicht so weiter entwickelt haben würde, wie der hier geschilderte Embryo.

Ich nehme keinen Anstand aus den Resultaten dieses Falles zu schliessen, dass bei Embryonen mit 1—3 Ursegmenten die einzelnen Abschnitte des Primitivstreifens bestimmten Stellen des ausgebildeten Embryos entsprechen, in welche sie sich bei fortschreitender Entwicklung durch einen in caudaler Richtung fortschreitenden Differenzierungsvorgang umwandeln, und dass derjenige Abschnitt, welcher später den postanalen Teil des Embryos liefert, im hinteren Ende des Primitivstreifens liegt.

Embryo III.

Der Embryo ist operiert nach einer Bebrütung von 27 1/2 Stunde (bei 38° C. Innentemperatur, 39,9° C. Maximaltemperatur). Auch bei diesem Embryo sind zur Zeit der Operation die Medullarfalten des Kopfes deutlich zu erkennen.

Die Operation findet an zwei Stellen statt. Eine punktförmige Elektrode wird auf den Gefässhof hinter das caudale Ende des Primitivstreifens gesetzt, die andere gabelförmige mit 4 Zinken (von 0,35 mm gegenseitigen Abstand, siehe Embryo I) versehene wird auf den caudalen Teil des Primitivstreifens gesetzt in 1,3 mm Entfernung von der punktförmigen Elektrode (vergl. Fig. 4—9).

Nach der Operation wird das Ei bis zur 46. Stunde bebrütet und dann conserviert.

Die Keimscheibe zeigt nach Färbung und Einbettung in Canadabalsam das Bild der auf Tafel X abgebildeten Figur. Der vordere Teil des Embryos bis zum letzten (19.) differenzierten Ursegment ist dem Alter und den Probeembryonen entsprechend entwickelt. In diesem

Teil deutet nichts auf den Einfluss der Operation hin. Der Gefässhof ist 8 mm lang, 7,5 mm breit und in der Höhe des vorderen Teils des Embryos bis zum 19. Ursegment normal ausgebildet. Er ist vor dem Kopf geschlossen; in der Gegend des 19., 20. Ursegments gehen, wie es in diesem Stadium der Norm entspricht, die Dottersackarterien ab.

Die Wirkung der Operation betrifft ausschliesslich das caudale Stück des Embryos und den entsprechenden Teil des Gefässhofes.

Betrachten wir zunächst die hintere Operationsstelle, welche in erster Linie die Störung im Gefässhof verursacht hat. Sie liegt im Bereich der Randvene und hat die betroffene Partie derselben stärker, die benachbarten Teile in geringerem Grade an der Ausbreitung gehindert, wie aus der Kerbe des Gefässhofes an der Operationsstelle und aus dem Verlauf der Randvene hervorgeht. Dies zeigt sich auch darin, dass die Entfernung beider Elektroden nur ungefähr auf das Doppelte zugenommen hat.

Die craniale Operationsstelle zeigt vier deutlich getrennte Punkte, welche den 4 Zinken der Elektrode entsprechen und ihren gegenseitigen Abstand kaum geändert haben, denn sie stehen nur ungefähr um $^1/_{10}$ weiter auseinander als zur Zeit der Operation. Der erste (linke) Punkt liegt im Gefässhof, der zweite (von links gerechnet) im Bereich der Seitenplatten, der dritte mitten im Medullarrohr, der vierte (rechte) teils in der Ursegment-, teils in der Seitenplattenregion der rechten Körperhälfte. Zwischen dem zweiten und dritten, zwischen drittem und viertem sind helle Lücken, welche durch alle drei Keimblätter durchgehen und das Ursegment-Mesoderm des cranial von der Operationsstelle liegenden Körperabschnitts von dem Ursegment-Mesoderm des caudalen Teils des Embryos trennen.

Betrachten wir zunächst denjenigen Operationspunkt, welcher sich im Medullarrohr befindet. Hier ist eine kleine Wucherung vorhanden, welche nichts von der Organisation des Teils zeigt, in welchem sie sich befindet. Die Medullarfalten des Embryos weichen in einiger Entfernung vor dieser Stelle auseinander und sind durch den Zellenhaufen des Operationspunkts getrennt von dem caudal von letzterem befindlichen Medullarrohr. In der Tiefe zwischen den klaffenden Medullarfalten ist die Chorda zu sehen; sie verläuft gerade auf die Ope-

rationsstelle zu und verliert sich in dem Zellenhaufen. Hinter der dritten Operationsstelle liegt der dem Alter des Embryos entsprechend entwickelte caudale Teil des Embryos, an welchen sich der Rest des Primitivstreifens anschliesst.

Dieser Embryo bildet eine wertvolle Ergänzung zu den beiden vorher beschriebenen dadurch, dass die Operationsstelle den Primitivstreifen desselben Stadiums (eines Embryos mit 1 Ursegment) an einem weiter caudal gelegenen Punkt getroffen hat (vergl. Fig. 4—9).

Daraus erklärt es sich, dass der cranial von der Operationsstelle entwickelte Abschnitt des Embryos in diesem Falle erheblich grösser ist als bei den Embryonen I und II, und auch aus dieser Operation ergiebt sich, dass bei Embryonen von 1—3 Ursegmenten die einzelnen Abschnitte des Primitivstreifens bestimmten Stellen des ausgebildeten Embryos entsprechen.

Der Nachweis, dass die Operation den caudalen Teil des Primitivstreifens betroffen hat, ist hier sehr leicht zu führen, weil die Operationsstelle, welche die Randvene getroffen hat, einen sehr brauchbaren festen Punkt abgiebt, von welchem aus die Lage der anderen Operationsstelle recht sicher bestimmt werden kann. Die Thatsache, dass zur Zeit der Operation am frischen Object die Medullarfalten sichtbar waren, zeigt, abgesehen von den Probeeiern, dass der Embryo — wenn ich den ungünstigsten Fall annehme — wenigstens dicht vor der Bildung des ersten Ursegments stand. Wenn bei einem solchen Embryo die eine Elektrode die Randvene oder das Material, aus welchem sie entsteht, zerstört, so trifft die 1,3 mm von ihr entfernte zweite Elektrode den Primitivstreifen dieses Stadiums, selbst wenn er sehr kurz ist, caudal von seiner Mitte, wenn er eine mittlere Länge hat, an der Grenze seines hinteren und mittleren Drittels. Je weiter vorgeschritten der conservierte Embryo zur Zeit der Operation war, desto weiter caudal muss die Operationsstelle den Primitivstreifen treffen, weil mit fortschreitender Entwicklung der Abstand der Randvene beziehungsweise ihrer Anlage vom caudalen Ende des Primitivstreifens immer grösser wird.

Aus denselben Gründen aber, wie bei den beiden vorhergehenden Embryonen, ist anzunehmen, dass der Embryo zur Zeit der Operation auf

dem Stadium von 1—3 Ursegmenten sich befand. Bei einem solchen würde im Durchschnitt die craniale Operationsstelle ungefähr an die Grenze des mittleren und des caudalen Drittels des vorhandenen Primitivstreifens fallen. Die Stelle, an welcher sich dieselbe befindet, dürfte caudal vom späteren 22—25. Ursegment sein, denn das noch unsegmentierte Stück des in Tafel X abgebildeten Embryos caudal vom 19. Ursegment entspricht etwa 3—6 Ursegmenten.

Zusammenfassung der an den Embryonen I—III gewonnenen Ergebnisse.

Wesentlich für diese Betrachtung ist, dass die drei Embryonen annähernd auf demselben Stadium operiert wurden. Ich konnte zeigen, dass bei ihnen die Operation ungefähr auf dem Stadium von 1—3 Ursegmenten stattgefunden hat. Ich konnte weiter zeigen, dass eine Operationsstelle bei den Embryonen I und II ungefähr die Mitte, beim Embryo III ungefähr die Grenze zwischen dem mittleren und caudalen Drittel des zur Zeit der Operation verhandenen Primitivstreifens getroffen hat (s. Fig. 4—9). Wenn nun die Operationsstellen, welche die Mitte des Primitivstreifens getroffen haben, einmal das 11.—16. (Emb. I, s. Fig. 3), das andere Mal das 13.—16. (bezw. 13. und 14.) Ursegment (Emb. II, s. Fig. 11) getroffen haben, wenn weiter die Operationsstelle, welche die Grenze des mittleren und des caudalen Drittels des Primitivstreifens getroffen hat, etwa der Gegend caudal vom 22. bis 25. Ursegment (Emb. III, s. Taf. X) entspricht, wenn die Operationsstelle, welche das caudale Ende des Primitivstreifens eines Embryos von 1—3 Ursegmenten getroffen hat, bei einem Embryo von 25 Ursegmenten (Emb. II, s. Fig. 11) an derjenigen Stelle liegt, von welcher die Bildung des postanalen Körperteils ausgeht, so folgt, dass die einzelnen Abschnitte des Primitivstreifens eines Embryos von 1—3 Ursegmenten bestimmte Regionen des fertigen Embryos enthalten. Auf die merkwürdige Uebereinstimmung der bei den Embryonen I und II betroffenen Ursegmente will ich einstweilen kein grosses Gewicht legen, da bei der grossen Variation der Embryonen (vergl. dazu Fig. 4—9) nur ein glückliches Zusammenwirken verschiedener Momente eine solche Uebereinstimmung hervorbringen kann.

Dass im caudalen Stück des Primitivstreifens der postanale Körperabschnitt enthalten ist, zeigt, dass im caudalen Teil des Primitivstreifens eines Embryos von 1—3 Ursegmenten die Organanlagen auf einem kleineren Raum zusammenliegen, als in den mehr cranialen Teilen.

III. Operationen an Primitivstreifen-Stadien von 24, $16^1/_2$, 12 Stunden.

Embryo IV.[1])

Die Operation wird nach einer Bebrütung von 24 Stunden vorgenommen. Der Brutapparat hat eine Innentemperatur von 38° C.

Der Primitivstreifen wird an zwei Stellen operiert, ein dritter Punkt liegt rechts in dem Gebiet der Area pellucida (s. Fig. 12). Der Abstand der beiden Operationspunkte, welche den Primitivstreifen treffen, ist genau 2 mm. Dieser Abstand wurde *absichtlich* gewählt, um beim Aufsetzen der einen Elektrode auf das craniale Ende des Primitivstreifens möglichst sicher zu sein, dass die andere Elektrode das caudale Ende desselben trifft. Der Primitivstreifen ist sehr deutlich zu erkennen und ungefähr 2 mm lang.

Nach einer Bebrütung von insgesamt 48 Stunden wird die Keimscheibe conserviert; sie zeigt bei durchfallendem Licht das in Figur 13 dargestellte Aussehen. Der Embryo ist genau so weit entwickelt wie zwei zu gleicher Zeit bebrütete und conservierte Probeeier.

Die craniale Operationsstelle liegt in der Wand des Gehirns und zwar an derjenigen Stelle, an welcher der Hohlraum der linken primären Augenblase übergeht in das Mittelhirn. Sie erscheint als ein kleiner, aus unregelmässig angeordneten Zellen bestehender Zellenhaufen. Die Schädigung des von der Operation betroffenen Materials ist also nicht gross genug gewesen, um die Zellen zum Absterben zu bringen, sie hat aber genügt, die normalen Funktionen derselben zu stören, so dass eine atypische Entwicklung des Materials eintrat.

[1]) Die Embryonen IV, VI, VII sind schon in meinem Vortrag in Kiel beschrieben worden, Embryo V ist aus demselben Versuch wie der Embryo IV.

Dass die Schädigung nur gering war, geht auch daraus hervor. dass sich das Hirnrohr geschlossen und im allgemeinen richtig gebildet hat.

Der Embryo ist nicht gerade gestreckt, wie es normal der Fall ist; er ist nach links gebogen. Am caudalen Teil des Kopfes aber und am vorderen Rumpfende sind nur geringe Unregelmässigkeiten vorhanden in der Lage der linken vorderen Ursegmente, welche vielleicht ebenfalls auf Rechnung der Verbiegung kommen und somit nicht durch directe Schädigung ihres Materials bedingt sind.

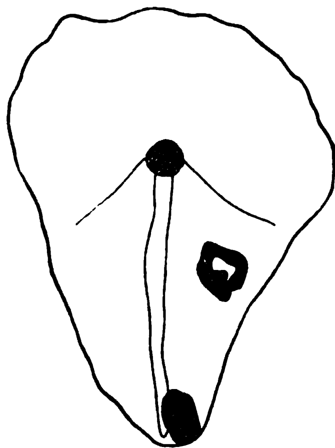


Fig. 12.
Area pellucida und Primitivstreifen einer 24 Stunden alten Keimscheibe, mit eingetragenen Operationsstellen. Maassstab 20 : 1.

Die Zahl der Ursegmente beträgt links 12, rechts 13. Die caudalen Ursegmente der rechten Seite sind viel kleiner als die entsprechenden der anderen Seite. Bedeutendere Veränderungen zeigt der unsegmentierte Körperabschnitt. Hier liegt auf der rechten Seite die hintere Operationsstelle ebenfalls in Gestalt eines Zellenhaufens. Er befindet sich im Gebiet des Ursegment- und des Seitenplattenmesoderms. Von ihm aus erstreckt sich eine helle Lücke zwischen dem Ursegment- und dem Seitenplattenmesoderm cranialwärts bis zum 9. Ursegment. Die Lücke ist wohl infolge der Operation entstanden, ob primär oder secundär, wage ich nicht zu entscheiden, jedenfalls erklärt die verminderte Breite des zwischen der Chorda und dieser Lücke liegenden ungegliederten Mesodermstreifens die geringere Grösse der Ursegmente 10—13. Nicht direct von der Operation betroffen sind Chorda und Medullarplatte des caudalen Körperabschnittes, doch dürfen wir wohl seine beträchtliche Ausbreitung in der Fläche zurückführen auf die mechanische Behinderung der Materialumlagerungen durch den Zellenhaufen der Operationsstelle. Während bei den normalen Probeembryonen die Medullarwülste des hinteren Körperabschnittes dicht nebeneinander liegen, finden wir beim vorliegenden Embryo an ent-

sprechender Stelle noch Medullarplatten. Am stärksten gehindert an der Erhebung zum Medullarrohr ist die rechte Medullarplatte, welche schon im Bereich des 13. Ursegments flach liegt und um so weiter lateral reicht, je näher wir der Operationsstelle kommen. Die Chorda ist ebenfalls ungewöhnlich breit, ihr charakteristischer Bau verliert sich in der Nähe der dichten Zellenmasse, welche links neben und etwas caudal von der Operationsstelle liegt. An diese Zellenmasse schliesst sich die Aftermembran an. Die geringere Länge des ungegliederten, caudalen Körperabschnitts und die dichtere Lagerung seiner Elemente ist wohl infolge der Operationsstelle durch dieselbe Hemmung hervorgerufen, welche die Verschiebung des Zellenmaterials nach der Medianlinie verhindert hat.



Fig. 13.
Embryo IV. 48 Stunden alt. Maassstab 20 : 1.

Die dritte Operationsstelle, deren Abstand vom Primitivstreifen zur Zeit der Operation nicht genau bestimmt wurde, soll hier nicht betrachtet werden.

Der vordere Abschnitt der Area pellucida ist normal ausgebildet, der hintere zeigt in der Nähe der caudalen Operationsstelle eine geringe Asymetrie. Der Gefässhof entspricht im übrigen dem Entwicklungsstadium des Embryos.

Aus dem Erfolg dieser Operation habe ich seiner Zeit [8, S. 53] geschlossen: „dass das vordere Ende des Primitivstreifens den grössten Teil des Kopfes liefert, da die Operationsstelle, welche das vordere Ende des Primitivstreifens traf, im vorderen Ende des Kopfes liegt." Man darf nun aber aus dem vorliegenden Fall nicht etwa schliessen, dass das vordere Ende des Primitivstreifens der Gegend der Augenstiele

entspräche, weil die Operationsstelle in der Höhe derselben liegt. Denn einmal kann man das vorderste Ende des Primitivstreifens nicht mit absoluter Sicherheit bestimmen. . . . Man kann mit Sicherheit aus den oben angeführten Thatsachen nur schliessen, *dass der grösste Teil des Kopfes durch Umwandlung des vordersten Endes des Primitivstreifengebietes entsteht*. Wie gross dieser Abschnitt ist, ergiebt sich dann aus vergleichenden Betrachtungen, in welchen das vordere Ende der Chorda eine Marke von grösstem Werte darstellt."

„Die hintere Operationsstelle hat augenscheinlich den Primitivstreifen nicht genau in der Mittellinie getroffen, sondern etwas rechts von derselben; dies ergiebt sich aus der Lage derselben in Figur 13. Da nun aber der ganze gegliederte und ungegliederte Abschnitt der Embryonalanlage im Wesentlichen vor der Operationsstelle gelegen ist, so folgt daraus, dass diese Teile entstanden sind durch Umbildung des Primitivstreifens, welcher während dieser Umformungsvorgänge an Länge zugenommen hat, wie die erhebliche Längenzunahme der Embryonalanlage zeigt. Da nun der vordere Teil des Primitivstreifens sich in Teile des Kopfes umgewandelt hat, so muss vom hinteren Teil aus die Bildung des Rumpfes erfolgen."

Diesen Folgerungen füge ich mit Rücksicht auf Mitrophanows Einwendungen noch folgende Betrachtungen hinzu: Angenommen die Keimscheibe wäre auf einem älteren Stadium operiert,[1]) als ich angenommen habe, und zwar zu einer Zeit, in welcher schon das craniale Stück der Chorda differenziert ist, so folgt aus dem Abstand der beiden Elektroden von 2 mm, dass der caudale Operationspunkt nicht weit vom hinteren Ende des Primitivstreifens entfernt gewesen ist. Wenn nun durch die Operation Teile des embryonalen Körpers zerstört worden sind, wie es der Erfolg zeigt, so folgt daraus, dass zur Zeit der Operation die Zellen des betreffenden Bezirks diese Körperteile potentia enthalten. Würde, wie Mitrophanow [*10*] behauptet, der Pri-

[1]) Dies ist aber, wie mir scheint, ausgeschlossen, denn wenn nach 48-stündiger Bebrütung von sieben Embryonen, welche zu derselben Zeit bebrütet werden, zwei Probeeier je 12 bezw. 13 Ursegmente haben, und fünf operierte Embryonen 11, 13, 13, 17, 18 Ursegmente entwickelt haben, so ist es nicht gut möglich, dass die Keimscheiben nach einer Bebrütung von 24 Stunden schon einen Kopffortsatz besessen haben.

mitivstreifen keinen Anteil am Aufbau des Embryos haben und „durch die sich neubildenden Körperteile nach hinten geschoben werden“, so müsste mit ihm auch die Operationsstelle nach hinten geschoben werden, und es wäre unmöglich, dass sie die geringste Beziehung zu Organen des Embryos hat. Da nun aber eine solche Beziehung besteht, wie der Erfolg der Operation zeigt, so ist Mitrophanows Behauptung unrichtig. (Mit einer eingehenden, die Einzelheiten von Mitrophanows Darlegung beleuchtenden Kritik will ich den Gang dieser Abhandlung nicht stören, ich werde dieselbe in einem besonderen Artikel behandeln.)

Aus dem geschilderten Versuch folgt vielmehr, dass das caudale Stück eines Primitivstreifens, an dessen cranialem Ende der Kopffortsatz noch nicht vorhanden ist, den caudalen Abschnitt des Hühnerembryos von den cranialen Ursegmenten an gerechnet repräsentiert. Da nun diese Teile bei Selachier- und Teleostierembryonen durch das Auswachsen der Wachstumszone für Rumpf und Schwanz entstehen, so dürfte es gerechtfertigt sein, das Homologon der Wachstumszone der Selachier und Teleostier in dem caudalen Teil des Primitivstreifens zu sehen. Inwiefern diese Feststellung durch die folgenden Versuche präcisiert wird, werden wir an entsprechender Stelle sehen.

Embryo V.

Der Embryo ist aus demselben Versuch wie der soeben beschriebene, er ist auch wie dieser nach einer Bebrütung von 24 Stunden operiert, und zwar in derselben Weise; die eine der Elektroden trifft das craniale Ende des Primitivstreifens, die andere genau 2 mm von der ersten entfernt, das caudale Ende. Ein dritter Punkt wird links vom Primitivstreifen an einer nicht genauer bestimmten Stelle angebracht.

Die Keimscheibe wird 48 Stunden alt conserviert. Sie zeigt das in Figur 14 dargestellte Bild. Besonders auffällig ist die Kürze des ganzen Embryos und seiner einzelnen Teile, ferner ein Loch in seinem caudalen Körperteil und die etwas zurückgebliebene Ausbreitung des Gefässhofes.

Die Zahl der Ursegmente beträgt 13 wie beim Embryo IV.

Die craniale Operationsstelle liegt fast genau an derselben Stelle wie bei Embryo IV, als ein Haufen unregelmässig angeordneter Zellen, in der Wand der linken Augenblase, dort wo sie in die Wand des Mittelhirns übergeht. Sie hat die Ausbildung der Hirnblasen zwar

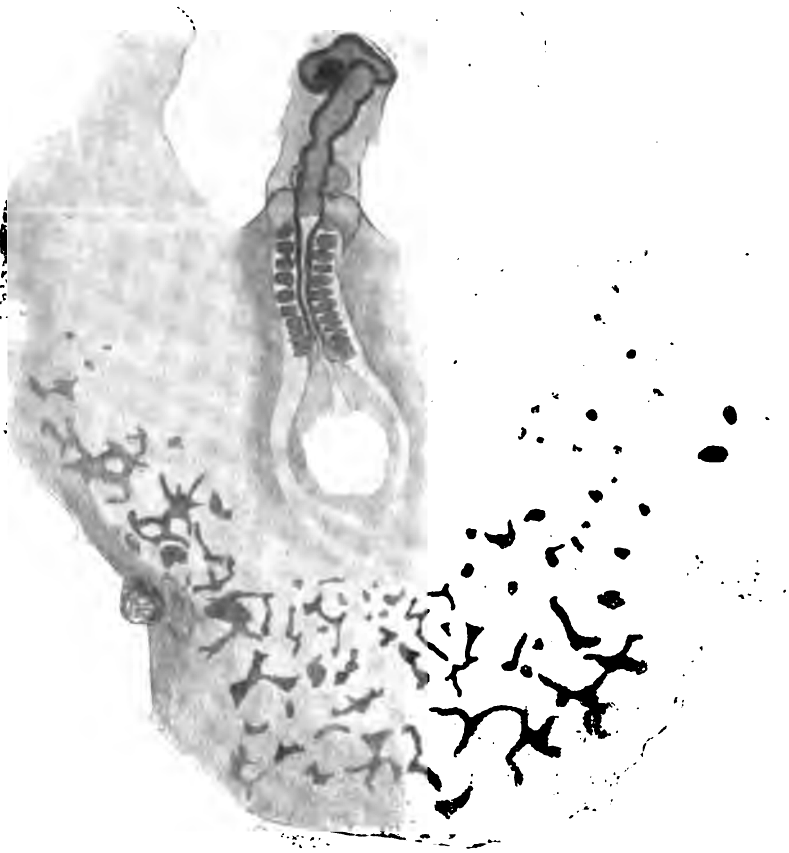


Fig. 14.
Embryo V. 48 Stunden alt. Vergl. für das Operationsstadium Fig. 12.
Maassstab 20 : 1.

nicht gestört, denn dieselben sind besser ausgebildet und deutlicher voneinander abgegrenzt, wie beim Embryo IV, doch hat der Kopf nicht die Länge, welche er in diesem Stadium besitzen sollte. Das Herz besteht noch aus zwei getrennten, dicht aneinander liegenden Hälften.

Rechts sind 13, links 11 Ursegmente vorhanden. Sie werden caudalwärts immer schmaler (im cranio-caudalen Durchmesser). Das Me-

dullar*rohr* ist nur bis zum 13. Ursegment gebildet. Am unsegmentierten Körperabschnitt findet sich noch das Stadium der Medullarplatte. Ueberhaupt ist der caudale Teil des Embryos caudal vom 13. Ursegment ausserordentlich breit. Er ist von einer grossen Oeffnung durchbrochen, welche durch die ganze Dicke der Keimhaut hindurchgeht und zackige, unregelmässige Ränder besitzt. Am cranialen Rande dieses Loches hört die Chorda wie abgebrochen auf; den linken und rechten Rand begrenzen die Medullarplatten. Am caudalen Rand sind keine besondere Differenzierungen embryonaler Organe oder Organanlagen zu sehen.

Betrachten wir zunächst den zwischen 13. Ursegment und dem Loch liegenden Teil des unsegmentierten Körperabschnittes. Hier sehen wir in der Mittellinie die breite Chorda, welche am Loch gleichsam wie abgebrochen endigt. Die Medullarplatten werden nach dem Loche zu immer breiter; sie werden aber, sobald sie den Rand desselben erreicht haben, caudalwärts immer schmaler. Am Ursegment- und Seitenplattenmesoderm sind ausser dem durch die Weite des Loches bedingten bogenförmigen Verlauf keine Besonderheiten zu erkennen.

Der Gefässhof ist in der Entwicklung zurückgeblieben und hat sich ungleichmässig nach den verschiedenen Richtungen ausgedehnt. Die Einziehung seines linken Randes ist durch die dritte Operationsstelle hervorgerufen. Die medialen Grenzen seiner cranialen Zipfel sind ganz besonders deutlich zu erkennen.

Diese Operation ist eine wertvolle Ergänzung der vorhergehenden dadurch, dass der caudale Operationspunkt genau die Mitte des Primitivstreifens getroffen hat. Beide Embryonen (IV und V) sind zur Zeit der Operation wohl gleichweit entwickelt gewesen, wie aus der gleichen Zahl der Ursegmente und aus der Differenzierung des Kopfes hervorgeht, bei beiden sind die zwei Operationsstellen genau 2 mm voneinander entfernt, und bei beiden hat der craniale Operationspunkt dieselbe Stelle getroffen. Darnach ist bei einer Vergleichung der Operationsergebnisse beider Embryonen wohl anzunehmen, dass die beiden Primitivstreifen von verschiedener Länge gewesen sind.

Für die Umgrenzung des Stadiums, in welchem der Embryo V

operiert wurde, gelten dieselben Auseinandersetzungen wie bei Embryo IV (s. Anm. auf S. 202). Die Operation fand wahrscheinlich noch vor Erscheinen des Kopffortsatzes statt. Wenn nun der craniale Operationspunkt das vordere Ende des Primitivstreifens getroffen hat, so folgt, dass der durch Umwandlung des Primitivstreifens entstandene Teil des Kopfes sich ausdehnt bis zum cranialen Ende der Chorda. Dafür, dass die craniale Operationsstelle wirklich Material am vorderen Ende des Primitivstreifens getroffen hat, kann ich keinen zwingenden *objectiven* Beweis erbringen, sondern kann nur versichern, dass der Primitivstreifen sehr deutlich zu sehen war und die Operation an seinem cranialen Ende ausgeführt wurde.

Aus der caudalen Operationsstelle hat sich ein weites Loch entwickelt. Es ist wohl so entstanden, dass die vom elektrischen Strom getroffenen Zellen abgestorben und dann abgestossen sind. Dadurch entstand zuerst ein kleines Loch, aus welchem bei der Ausbreitung der Keimhaut infolge des allseitigen Zuges bei fehlendem Widerstand das grössere Loch entstanden ist. Anfangs muss das Loch sehr klein gewesen sein, da von den axialen Organen nur die Chorda vollständig, von den Medullarplatten aber nur die medialen Teile fehlen.

Die Zustände der in näherer und weiterer Entfernung vom Lochrande befindlichen Organe des Embryos zeigen, dass zur Zeit der Operation die Zellen in der Umgebung der Operationsstelle schon die Anlagen der vorhandenen Organe enthalten haben und dass die durch die Operation zerstörten Zellen das Material für die fehlenden Teile der Chorda und der Medullarplatte sind. Bei Annahme einer am cranialen Ende des Primitivstreifens befindlichen Wachstumszone würde der vorhandene Zustand nicht erklärt werden können (vergl. oben S. 190).

Zum Schlusse muss noch abgeschätzt werden, ein wie grosses Stück des fertigen Embryos von der Operation in Mitleidenschaft gezogen ist: Der Embryo hat 13 Ursegmente. Das noch unsegmentierte Stück bis zum abgebrochenen Ende der Chorda könnte etwa 10 Ursegmenten entsprechen, so dass der caudale Abschnitt des embryonalen Rumpfes vom 23. Ursegment an durch die Operation betroffen wäre.

Embryo VI.

Die Operation wird vorgenommen an einer $16^1/_2$ Stunde alten Keimscheibe, deren Primitivstreifen 1,5—2 mm lang war, sie trifft das caudale Ende des deutlich sichtbaren Primitivstreifens (Fig. 15).

Der Embryo wird 40 Stunden alt conserviert (Fig. 16). Er zeigt

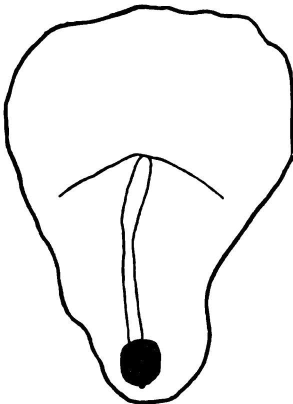


Fig. 15.
Area pellucida und Primitivstreifen einer $16^1/_2$ Stunden alten Keimscheibe mit eingetragener Operationsstelle. Maassstab 20 : 1.



Fig. 16.
Embryo VI 48 Stunden alt. Maassstab 20 : 1.

am Kopf und am segmentierten Rumpfabschnitt ausser einer geringen Krümmung keine Abweichungen vom normalen Verhalten gleichweit entwickelter Embryonen. Die Zahl der Ursegmente beträgt 13. Am caudalen Ende des Embryos liegt die Operationsstelle als ein dichter Zellenhaufen. Die Medullarrinne ist vor demselben stark verbreitert und gabelt sich in zwei divergierende Schenkel. In der Tiefe der Medullarrinne ist die Chorda deutlich zu erkennen, welche *nicht* ge-

gabelt ist und allmählich breiter werdend in den Zellenhaufen der Operationsstelle übergeht. Caudal von letzterer sind keine Differenzierungen zu erkennen. Das Ursegment- und Seitenplattenmesoderm, welches von der Operation nur in den medialen Teilen betroffen ist, liegt seitlich von der Operationsstelle in entsprechender Lage und Anordnung. Caudal von der Operationsstelle ist es nur links vorhanden, rechts endet es mit der Operationsstelle.

Der Gefässhof ist im allgemeinen dem Stadium des Embryos entsprechend ausgebildet. Der caudal von der Operationsstelle befindliche Teil zeigt geringe Störungen, welche durch die Operation gesetzt sind. Die Area pellucida ist in der Umgebung der Operationsstelle in der Entwicklung zurückgeblieben, und zwar rechts stärker als links. Besonders auffallend ist die mangelhafte Ausbildung der Gefässe und der Blutinseln längs eines Streifens, welcher von der Operationsstelle ausgehend den Gefässhof in radiärer Richtung durchsetzt, die Randvene aber nicht erreicht.

Der Erfolg dieser Operation zeigt, dass der caudale Abschnitt auch bei einem Primitivstreifen von $16\frac{1}{2}$ Stunde das Material für den caudalen Körperabschnitt (einschliesslich der Aftermembran) des fertigen Embryos enthält[1]) und dass das Material des caudalen Teils

---

[1]) In meinem Vortrag auf der XII. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Kiel [*8*] habe ich die Resultate dieses Versuchs in die Worte zusammengefasst, es wird das „was . . . über die Lage der Wachstumszone bei dem 24 Stunden alten Primitivstreifen gesagt worden ist, auch für den $16\frac{1}{2}$ Stunden alten bestätigt und noch dahin erweitert, *dass im hinteren Teile des Primitivstreifens das Gebiet der späteren Aftermembran gelegen ist*“. Bei dem Versuch am 24 Stunden alten Primitivstreifen hatte ich gesagt: „Da nun der vordere Teil des Primitivstreifens sich in Teile des Kopfes umgewandelt hat, so muss vom hinteren Teil die Bildung des Rumpfes erfolgen, d. h. im hinteren Teil des Primitivstreifens liegt die Wachstumszone, welche durch Vermehrung ihres Zellenmaterials den Embryo nach hinten verlängert.“

Die beiden Sätze „im hinteren Teil des Primitivstreifens liegt die Wachstumszone“ und „dass im hinteren Teil des Primitivstreifens das Gebiet der späteren Aftermembran gelegen ist“ stellt Mitrophanow [*10*] neben einander und fährt fort, man könne „denselben die etwas originelle Schlussfolgerung entnehmen, dass die Wachstumszone mit der Aftermembran zusammenfällt“.

Eine solche Schlussfolgerung ist in der That originell, denn nicht viele Menschen werden zu derselben gelangen; sie ist ebenso originell, als wenn man aus den Sätzen. Berlin liegt in Europa, Paris liegt in Europa, den Schluss zieht, dass Berlin = Paris ist.

Wenn ich sage: Im hinteren Teil *liegt* die Wachtumszone, so bedeutet das

des Gefässhofes noch so sehr zusammengedrängt ist und so nahe dem caudalen Ende des Primitivstreifens liegt, dass die punktförmige Elektrode, welche das hintere Ende des Primitivstreifens trifft, zugleich den Gefässhof beinahe bis zur Randvene abtötet. Umgekehrt kann aber auch die Thatsache, dass die punktförmige Elektrode den Gefässhof bis dicht an seine Peripherie betroffen hat, zum Nachweis dafür verwendet werden, dass die Operation thatsächlich am hinteren Ende des Primitivstreifens stattgefunden hat.

Zum Schluss haben wir wie beim vorhergehenden Embryo abzuschätzen, ein wie grosses Stück des fertigen Embryos durch die Operation zerstört ist. Wenn wir annehmen, dass das unsegmentierte Stück sich in ungefähr 10—15 Ursegmente gliedern würde, so würde durch die Operation der Rest des Körpers caudal vom 23. bezw. 28. Ursegment zerstört sein.

Embryo VII.

Die Keimscheibe wird 12 Stunden alt operiert. Der Durchmesser der ganzen Keimscheibe beträgt ungefähr 5 mm, der Primitivstreifen ist ungefähr 1,2 mm lang; er war sehr deutlich zu sehen, wie das Protokoll besagt und hing an seinem hinteren Ende mit der sogenannten „Sichel“ zusammen.

Die Operation wird auf der linken Sichelhälfte ausgeführt, dicht an der Stelle, an welcher sie mit dem Primitivstreifen zusammenhängt (Fig. 17 A).

Die Keimscheibe wird 60 Stunden alt conserviert (Fig. 17 B). Sie ist dem Alter entsprechend entwickelt. Am vorderen Ende des Embryos sind keine Abweichungen vom normalen Verhalten zu bemerken. Am hinteren Ende finden sich einige kleinere Unregelmässigkeiten in der Grösse der Ursegmente, doch sind links und rechts die gleiche

nicht, der ganze hintere Teil *ist* Wachstumszone, hätte ich dies seiner Zeit ausdrücken wollen, so würde ich die schärfere Ausdrucksform gewählt haben. Ich konnte mich aber damals nach dem Ausfall des betreffenden Versuches nicht so bestimmt ausdrücken und habe deshalb absichtlich einen umfassenden Ausdruck gewählt. Wenn ich dann weiter sage: das zweite Experiment führt zu demselben Schluss wie das erste und *erweitert* die Resultate des ersten dadurch, dass im hinteren Teil die Wachstumszone gelegen ist, so heisst das: ausser der Wachstumszone für Rumpf und Schwanz enthält der Primitivstreifen *auch noch dazu* die Anlage der Aftermembran.

Anzahl vorhanden. Das hintere Ende des Medullarrohrs hängt mit dem veränderten Material zusammen, welches die Umgebung der Operationstelle bildet. Durch die Operation ist weder das Medullarrohr noch die Chorda beeinflusst worden, das Mesoderm der linken Körper-

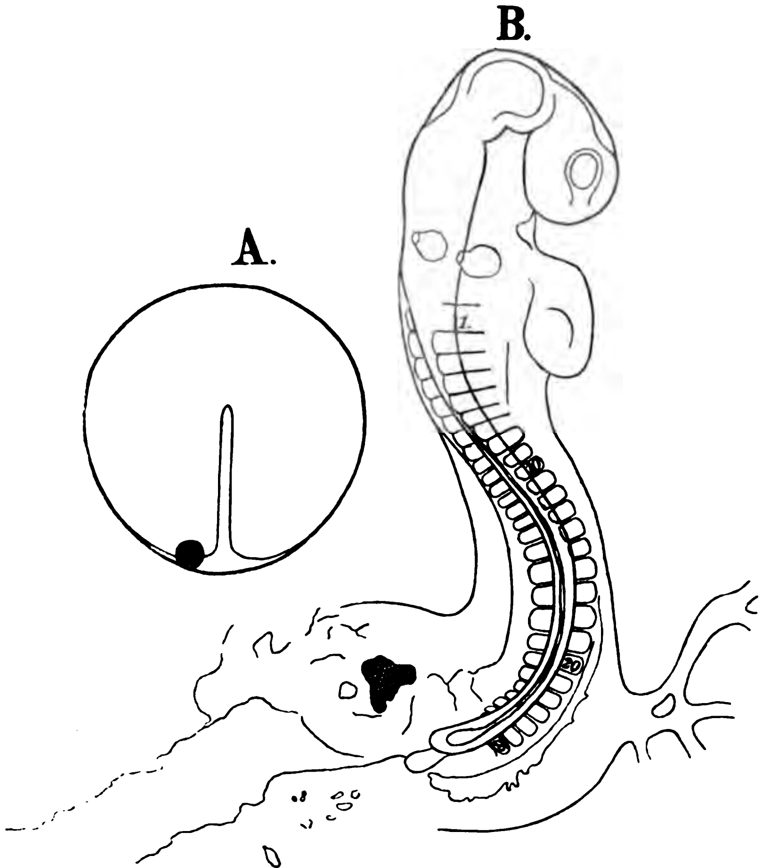


Fig. 17.
A. Area pellucida einer Keimscheibe von 12 Stunden. Maassstab 20 : 1.
B. Embryo (Embryo VII) derselben Keimscheibe 60 Stunden alt. Maassstab 20 : 1.

hälfte aber ist in der Gegend der letzten Ursegmente in geringem Grade betroffen, so dass einige Unregelmässigkeiten in der Lage und Grösse der Segmente vorhanden sind, doch ist, wie schon erwähnt, die Zahl der Ursegmente auf beiden Seiten gleichgross.

Bedeutende Abweichungen sind am Gefässhof vorhanden (Fig. 17). Erstens fehlt auf der operierten (linken) Seite der Stamm der

Dottersackarterie, zweitens zeigt der Gefässhof an der Operationsstelle eine eingezogene Stelle (eine Bucht), in welcher keine Gefässe vorhanden sind. Das dem Embryo naheliegende Ende dieser Bucht wird von der Operationsstelle, ihre seitlichen Ränder, welche bei x (Fig. 18) miteinander verbunden sind, werden von der Vena terminalis gebildet.

Diese eigentümliche Bildung des Gefässhofes ist durch die Operation hervorgerufen. Dieselbe hat die betroffene Partie der Gefässhofanlage gehindert, sich wie die anderen nicht betroffenen Teile auszubreiten. Mithin ist das Gebilde, welches bei 12 Stunden alten Hühnerkeimscheiben als Sichel bezeichnet wird, der Rand der Gefässhofanlage, es dient nicht zur Bildung des Embryos, wie die Concrescenztheoretiker behauptet haben, denn sonst müsste die Operationsstelle eine umschriebene Partie der linken Körperhälfte des Embryos zerstört haben. Die geringen Unregelmässigkeiten am caudalen Körperende des Embryos dürften durch die Nähe der Operationsstelle genügend erklärt werden, denn wenn die Sichel, welche mit dem caudalen Ende des Primitivstreifens zusammenhängt, dicht neben dem letzteren operiert wird, so kann leicht auch Anlagematerial des Embryos in Mitleidenschaft gezogen werden. Wenn dies aber, wie im vorliegenden Fall, geschieht, so folgt, dass schon bei einem so jungen Primitivstreifen (von 1,2 mm Länge) im caudalen Teil des Primitivstreifens das Material des caudalen Körperabschnitts des Embryos liegt. Die Feststellung, dass der in der Nähe des Primitivstreifens befindliche Teil des Gefässhofes zu dieser Zeit in einer Höhe mit dem caudalen Ende desselben liegen, und dass infolge der Zerstörung eines Teils der Sichel bestimmte Strecken von Dottersackarterie und Randvene nicht gebildet werden, zeigt, dass im cranialen und caudalen Rand der Sichel dieses Stadiums die Anlagen der genannten Gefässe liegen.

C.

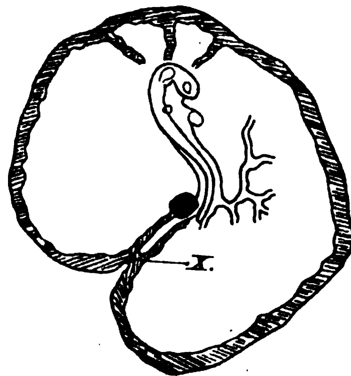


Fig. 17 C.
Die ganze Keimscheibe bei ungefähr 5 facher Vergrösserung, um den Zustand des Gefässhofes zu zeigen. x ist die Stelle, an welcher die beiden Teile der Vena term. mit einander verwachsen sind.

Zusammenfassung der an den Embryonen IV—VII gewonnenen Ergebnisse.

Die beiden Embryonen IV, V zeigen, dass das vom Primitivstreifen durchsetzte Gebiet des Kopfes ebensoweit reicht wie das craniale Ende der Chorda. Demnach entsteht derjenige Teil des Kopfes, welcher Chorda enthält, aus Umwandlung von Primitivstreifenmaterial. Der rostral vom vorderen Chordaende befindliche Teil des Kopfes dürfte dann vor dem rostralen Ende des Primitivstreifens liegen. Der caudale Teil des Primitivstreifens enthält in seinen einzelnen Teilen das Material, durch dessen Differenzierung entsprechende Körperabschnitte des Embryos gebildet werden. Schon bei einem 1,2 mm langen Primitivstreifen (bei einer 12 Stunden bebrüteten Keimscheibe) enthält der caudale Abschnitt des Primitivstreifens die caudalen Abschnitte des Embryos. Wo die Grenzen zwischen dem kopfbildenden und dem rumpf- bezw. schwanzbildenden Abschnitt sich befinden, kann ich für die einzelnen Stadien des Primitivstreifens vor Erscheinen des ersten Ursegments noch nicht genau angeben. Nur so viel ist sicher, dass namentlich im caudalen Teil des Primitivstreifens das Material der betreffenden Körperteile um so dichter zusammengedrängt liegt, je jünger der Primitivstreifen ist, und dass ferner im cranialen Teil das Material der einzelnen Organe nicht mehr so dicht aneinandergedrängt liegt wie im caudalen Teil desselben Stadiums. Dies folgt daraus, dass eine Operationsstelle, welche bei einem Primitivstreifen von 24 Stunden nur einen kleinen Bezirk am vorderen Ende des Kopfes zerstört, bei gleicher Grösse am caudalen Ende des Primitivstreifens angebracht, den ganzen hinteren Körperschnitt des Embryos zerstört. Wenn ich also früher [8] den hinteren Teil des Primitivstreifens als Wachstumszone angesprochen habe, so entspricht dies den thatsächlichen Verhältnissen.

Der Gefässhof liegt bei einem Primitivstreifen von 1,2 mm Länge nur seitlich vom Primitivstreifen. Beim $16\frac{1}{2}$ Stunde alten Primitivstreifen überragt die Peripherie des Gefässhofes das caudale Ende des Primitivstreifens um ein Geringes. Daraus folgt, dass die Ausbreitung des Gefässhofes nach der Zeit des 1,2 mm langen Primitivstreifens schneller vor sich geht, wie die Ausdehnung des Primitivstreifens.

IV. Betrachtungen über Entstehung, Wachstum und Schicksal des Primitivstreifens, sowie über Entstehung und Wachstum des Gefässhofes.

In diesem Abschnitt will ich versuchen, unter Heranziehung der normalen Entwicklung die auf experimentellem Wege gewonnene Erkenntnis vom Verhalten des Primitivstreifens zu einem einheitlichen Bilde zusammenzustellen. Dass dabei noch vieles der thatsächlichen Feststellung bedarf, weiss ich sehr wohl. Wenn dabei Irrtümer unterlaufen, so möge man bei der Richtigstellung derselben bedenken, dass ich selber nur im Interesse der weiteren Forschung mich der Gefahr ausgesetzt habe, neben dem Richtigen auch Unrichtiges zu sagen.

Zur Erläuterung meiner Anschauungen sollen die vier nachstehenden Figuren (Fig. 18 A—D) dienen, welche unter Benutzung der Maasse, welche die normale Entwicklung giebt, entworfen sind und in welche die durch das Experiment gewonnenen Daten eingetragen sind. Die Fig. 18 A ist eine hypothetische, construiert nach den folgenden Stadien. In den anderen Figuren ist die craniale Grenze des Gefässhofes ebenfalls nur construiert.

Beginnen wir mit dem Stadium des Primitivstreifens auf der Höhe seiner Ausbildung (d. h. kurz vor Erscheinen des Kopffortsatzes, Länge ca. 2 mm). Hier hat das Experiment gezeigt, dass in der Umgebung des cranialen Endes der praechordale Teil des Kopfes liegt (in der Figur punktiert). Auf diesen folgt der von der Chorda durchsetzte Körperabschnitt, welcher durch Umbildung des Primitivstreifenmaterials entsteht. — Wo die Grenze zwischen Kopf und Rumpf ist, vermag ich noch nicht genau anzugeben. — Ungefähr an der Grenze des mittleren und caudalen Drittels liegt das Material für 18.—20. Ursegment, gekennzeichnet durch den Austritt der Dottersackarterie. Das caudal hiervon befindliche Stück des Primitivstreifens enthält das Material für den Rest des Körpers (s. Embryo III). Der Rand des Gefässhofes liegt weit ab vom caudalen Ende des Primitivstreifens.

Auf einem jüngeren Stadium (bei einer Primitivstreifenlänge von 1,5—2 mm) ist die Verteilung der einzelnen Bezirke dieselbe, doch ist im caudalen Teil des Primitivstreifens die Lage der einzelnen Teile

bedeutend enger und zwar nicht nur absolut, sondern auch in Verhältnis zu dem cranialen Abschnitt des Primitivstreifens, wie Figur 18 C zeigt. Besonders auffallend ist dies am Gefässhof, dessen Rand nur wenig weiter reicht als das caudale Ende des Primitivstreifens (vergl. besonders Emb. VI).

Auf noch jüngerem Stadium (Fig. 18 B) (bei einer Primitivstreifenlänge von 1,2 mm) ist die Lage der einzelnen Organe im caudalen Teil des Primitivstreifens sowohl absolut wie im Verhältnis zum cranialen Teil noch mehr zusammengedrängt, hier liegen Anlage von Dottersackarterie, Randvene und caudalem Körperabschnitt auf einem so kleinen Raum zusammen, dass sie von einer Operationsstelle, welche am caudalen Abschnitt eines 2 mm langen Primitivstreifens etwa das Material von 10 Ursegmenten, am cranialen das Material von 7 betrifft, sämtlich betroffen werden (vergl. Embryo VII). Der caudale Rand des Gefässhofes fällt gewissermaassen mit dem caudalen Ende des Primitivstreifens zusammen.

Gehen wir nun in derselben Weise noch weiter zurück, so müssen wir zu einem Stadium gelangen, in welchem der Primitivstreifen und die Anlage des Gefässhofes das Aussehen der Figur 18 A zeigen. Dies ist dann das Neurulastadium. (Ob dasselbe beim Hühnchen in deutlicher Form erkennbar ist, geht aus den bisher vorliegenden Untersuchungen nicht hervor, andere Vogelarten (vergl. Schauinsland [*12*]) scheinen nach dieser Richtung klarere Zustände zu besitzen.)

Die Entstehung, das Wachstum und das Schicksal des Primitivstreifens und des Gefässhofes bis zur Entstehung des Kopffortsatzes geht also folgendermaassen vor sich:

Ungefähr im Centrum der Keimhaut (s. Assheton [*1*]) entsteht eine Verdickung, welche anfangs vielleicht in Gestalt eines rundlichen oder länglichen Hügels sichtbar wird. Dieser Hügel ist die dorsale Hälfte der Neurula. Eine Urdarm*höhle* oder ein Urmund braucht nicht notwendig sichtbar zu sein, denn diese Bildungen fehlen schon bei manchen niederen Wirbeltieren (z. B. Teleostier s. Kopsch [*7*]). Als Ausdruck des ursprünglichen Urmundes entsteht, allerdings erst auf späteren Stadien — die Primitivrinne. Diese Anschauung hat Rabl jüngst in seiner Arbeit über Bau und Entwickelung der Linse ausgesprochen,

indem er auf ähnliche Erscheinungen bei der Entwicklung der Linse hinwies.[1])

An der Neurula können wir unterscheiden ein Prostomialfeld und einen prächordalen Abschnitt. (Letzterer ist in Fig. 18 punktiert.) Seitlich vom Prostomialfeld und dem praechordalen Abschnitt erstreckt sich die Anlage des Gefässhofes in Gestalt zweier Flügel. Am Prostomial-

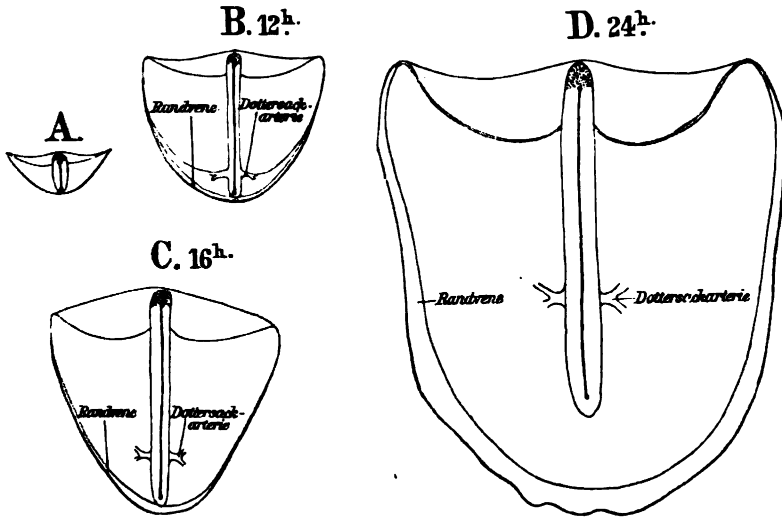


Fig. 18.
Schematische Figuren zur Erläuterung des Wachstums des Primitivstreifens und des Gefässhofes unter Benutzung der Maasse normaler Keimscheiben und unter Verwendung der Resultate der Operationen. — A. hypothetische Neurula des Hühnchens; B. Primitivstreifen von 12 Stunden, C. von 16½ Stunde, D. von 24 Stunden. Der praechordale Teil des Primitivstreifens ist punktiert. Die Bezeichnungen Dottersackarterie und Randvene bezeichnen kurz das Anlagematerial, aus welchem diese Gebilde entstehen. Maassstab 20 : 1.

feld selber haben wir uns zwei Abschnitte zu denken, einen cranialen, welcher zur Bildung des Kopfes verwendet wird, und einen caudalen, von welchem die Bildung des Rumpfes und Schwanzes ausgeht.

---

[1]) Rabl, C., Ueber den Bau und die Entwickelung der Linse. (I. Teil.) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIII. Taf. 28—31. 14 Textfig. S. 514. „Die Primitivrinne setzen wir dem Urmund, der Eingangsöffnung des Urdarms gleich, unbekümmert darum, ob sie thatsächlich noch in die Darmhöhle führt oder nicht. Es kann vielmehr gerade so, wie bei der Entwickelung der Höhle des Linsenbläschens, die Darmhöhle ganz selbständig und ohne jeden Zusammenhang mit der Primitivrinne entstehen, und doch kann diese den letzten Rest oder das Rudiment einer Einstülpungsöffnung des Darms, eines Urmundes vorstellen."

Bei der weiteren Entwicklung spielen eine bedeutende Rolle die schnelle Ausdehnung der Keimhaut und die frühzeitige Ausbildung des Gefässhofes, welche durch den grossen Dotter bedingt sind (vergl. Rabl [*13*], H. Virchow [*14—16*]). Dabei hält mit der Verlängerung des Neurula und ihrer einzelnen Teile die Differenzierung nicht gleichen Schritt, wie es das gleichartige Aussehen des cranialen und caudalen Teils des Primitivstreifens beweist. Hier hilft nun bei der Bestimmung, in welcher Weise das Längenwachstum der einzelnen Abschnitte der Neurula vor sich geht, erstens das Verhältnis derselben zu dem Gefässhof, zweitens die Feststellung der prospectiven Bedeutung der verschiedenen Regionen bei älteren und jüngeren Primitivstreifen.

Da zeigt sich nun, dass der craniale Abschnitt älterer Primitivstreifen auf demselben Raum weniger Organanlagen enthält, als der caudale Teil. Dies deutet auf eine weiter fortgeschrittene Differenzierung des cranialen Teiles hin, welche jedoch noch nicht morphologisch charakterisiert ist und deshalb mit unseren heutigen Hülfsmitteln noch nicht erkannt worden ist.

Wir haben auch beim Längenwachstum des Primitivstreifens dieselben Erscheinungen anzunehmen, welche bei den niederen Wirbeltieren infolge der zeitiger auftretenden Differenzierungen der cranialen Teile besser erkannt werden können. Von der Längenzunahme des Primitivstreifens kommt anfangs ein grosser Teil auf die (alle Punkte betreffende) Ausdehnung des cranialen, höher differenzierten Teils (s. Fig. 18 B), während der weniger differenzierte caudale Teil im Verhältnis — zur Gesamtlänge des Primitivstreifens — weniger dazu beiträgt. Mit fortschreitender Entwicklung verschiebt sich dies Verhältnis allmählich zu Gunsten des caudalen Primitivstreifenabschnittes (Fig. 18 C, D), denn während bei den Stadien B und C die Länge des cranialen Primitivstreifenabschnittes (gerechnet bis zur Dottersackarterie) sich verhält wie 33:45 und das Verhältnis der caudalen Abschnitte wie 7:14, beträgt es bei den Stadien C und D für den cranialen Abschnitt 45:65, für den caudalen 14:33. Während also der bezeichnete craniale Teil vom Stadium B bis C und C bis D jedesmal die Hälfte seiner Länge angenommen hat, hat der caudale Teil

des Primitivstreifens sich von B bis C verlängert auf das Doppelte, von C bis D auf mehr wie das Doppelte.

Die Ausdehnung des *Gefässhofes* erfolgt bis zur Zeit der Entstehung des Kopffortsatzes vorwiegend in der Längsrichtung des Primitivstreifens, indem seine den einzelnen Abschnitten des letzteren anliegenden Teile sich in gleicher Weise ausdehnen. Dabei findet auch ein (allerdings geringeres) Wachstum in transversaler Richtung statt, während der craniale Rand und die seitlichen Zipfel wohl nur wenig in cranialer Richtung vorrücken. Dabei bleibt der caudale Rand anfangs in Verbindung mit dem caudalen Ende des Primitivstreifens, wächst aber später schneller als letzteres und überragt es zur Zeit der Entstehung des Kopffortsatzes um ein erhebliches Stück. Indem nun auch zu dieser Zeit die seitlichen Zipfel anfangen stärker vorzuwachsen und sich vor dem Kopf miteinander vereinigen, entsteht der allseitig den Embryo umgebende, rings herum geschlossene Gefässhof.

Die weiteren Schicksale des Primitivstreifens von der Zeit der Entstehung des Kopffortsatzes an bestehen zunächst in der morphologischen Differenzierung seines vorderen Teils. Ihr erstes Zeichen ist die Erscheinung des sogenannten Kopffortsatzes, welcher nichts anderes ist, als das craniale Stück der Chorda. Kurze Zeit darauf erscheinen die ersten Ursegmente. Der cranial von den zuerst gebildeten Ursegmenten befindliche Teil des Embryos ist der Kopf, der caudal davon befindliche wird zu Rumpf und Schwanz.

Am Kopf beginnt nunmehr eine Zeit lebhafter Entwicklung, deren eine Aeusserung eine starke Ausdehnung in die Länge ist. Dieselbe erfolgt durch eine Intussusception dadurch, dass jeder einzelne Teil des Kopfbezirks mehr oder weniger in die Länge wächst, sie ist nicht bedingt durch Apposition von irgend einer bestimmten Stelle aus.

Am caudalen Teil schreitet die Differenzierung des Primitivstreifens in caudaler Richtung fort. Aus dem caudalen Teil desselben entsteht die Schwanzknospe, welche den Rest des Körpers bildet. *Somit entsteht der Embryo, mit Aussnahme des praechordalen Teils des Kopfes, durch Umwandlung des Primitivstreifens.*

V. Ueber die dem Primitivstreifen des Hühnerembryos homologen Teile der Embryonen der niederen Wirbeltiere.

Bei der Vergleichung des Vogelprimitivstreifens mit entsprechenden Teilen der Embryonen anderer Wirbeltierklassen ist in erster Linie zu berücksichtigen, dass das Gebilde, welches wir rein descriptiv als Primitivstreifen bezeichnen, zu den verschiedenen Zeiten seiner Entwicklung nicht ein und dasselbe Gebilde ist, dass vielmehr von der Zeit der Entstehung des Kopffortsatzes an seine prospektive Bedeutung mehr und mehr eingeschränkt wird. Bei der Aufstellung der Homologien wird daher anzugeben sein, welches Stadium des Vogelprimitivstreifens gemeint ist und welches Stadium anderer Embryonen zur Vergleichung herangezogen wird. Die unzureichende Erkenntnis und Berücksichtigung dieser Bedingung ist ein wesentlicher Grund für die in der Litteratur vorhandenen ausserordentlich verschiedenen Ansichten.

Freilich bleibt auch bei Berücksichtigung dieser Forderung eine gewisse Schwierigkeit bestehen, nämlich die, welche Stadien der Embryonen verschiedener Wirbeltierklassen einander entsprechen. Hier werde ich mich einstweilen nach der Zahl der Ursegmente richten und Embryonen von gleicher Ursegmentzahl als einander entsprechend betrachten.

Der Primitivstreifen vor Entstehung des Kopffortsatzes entspricht dann der sogenannten Embryonalanlage eines Selachier- oder Teleostierembryos samt der Schwanzknospe und dem Keimscheibenrand, denn der Primitivstreifen enthält die Anlage des Kopfes sowie die Anlage von Rumpf, Schwanz und After.

Der Primitivstreifen eines Hühnerembryos von ein oder mehr Ursegmenten entspricht der Schwanzknospe + dem Keimscheibenrand eines Selachier- oder Teleostierembryos von derselben Ursegmentzahl. Der unsegmentierte, zwischen dem letzten sichtbaren Ursegment und dem Primitivstreifen gelegene Körperabschnitt des Hühnerembryos entspricht dem unsegmentierten Körperabschnitt eines Selachier- oder Teleostierembryos zwischen dem letzten sichtbaren Ursegment und der Schwanzknospe.

Der Primitivstreifen eines Hühnerembryos, welcher schon Ursegmente besitzt, entspricht seinem grössten Teil nach der Schwanzknospe des Selachier- oder Teleostierembryos. Die auf ihm befindliche Rinne ist das Rudiment des dorsalen Einganges der Canalis neurentericus. Dadurch wird es verständlich, weshalb der sogenannte Canalis neurentericus der Vogelembryonen an sehr verschiedenen Stellen des Primitivstreifens auftreten kann.

Dt.-Wilmersdorf bei Berlin, 20. Januar 1902.

Nachtrag.

Während diese Mitteilung im Druck war, erschien die Dissertation von Nowack[1]), welche die normale Entwicklung des Hühnerprimitivstreifens behandelt. Ich freue mich feststellen zu können, dass meine Betrachtungen (s. S. 213—217) über die Entstehung und das Wachstum des Primitivstreifens und des Gefässhofes in dieser sorgfältigen Arbeit Bestätigung finden.

Es würde äusserst wertvoll sein, wenn der Autor die Arbeit in ausführlicher Form veröffentlichte und auch die Ideen Mitrophanows einer eingehenden Kritik unterzöge.

[1]) Kurt Nowack, Neue Untersuchungen über die Bildung der beiden primären Keimblätter und die Entstehung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo. Inaugural-Dissertation. Berlin 1902.

Erklärung der Tafel X.

Embryo III. 46 Stunden alt. Maassstab 20:1.

Verzeichnis der angeführten Arbeiten.

1. Assheton, Rich., An Experimental Examination into the Grovth of the Blastoderm of the Chick. Proc. R. Soc. London. Vol. LX. 1896. S. 349 bis 356. 5 Fig.

2. Fischel, Alfred, Ueber Variabilität und Wachstum des embryonalen Körpers. Morphologisches Jahrbuch. 1896. Bd. XXIV. S. 369—404. Tafel X, 10 Textfig.

3. Gasser, Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen (Huhn und Gans). Schriften d. Ges. zur Beförd. d. ges. Naturwiss. Marburg. Bd. XI. Supplementheft. I. Cassel 1879.

4. His, Zur Frage der Längsverwachsung von Wirbeltierembryonen. Verhandl. d. anat. Ges. V. Vers. München 1891. S. 70—85. 13 Fig.

5. His, Wilhelm, Ueber die Vorstufen der Gehirn- und der Kopfbildung bei Wirbeltieren. Arch. f. Anat. u. Phys. Jahrgang 1894. Anat. Abt. S. 313 bis 336. Taf. XXI. 14 Textfig.

6. Jablonowski, J., Beiträge zur Beurteilung des Primitivstreifens des Vogeleies. Inaugural-Diss. Berlin 1896.

7. Kopsch, Fr., Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden. Verhandl. d. Anat. Ges. Vers. Berlin. 1896. S. 113—127. 10 Fig.

8. — Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scyllium-Embryonen. Verhandl. d. Anat. Ges. XII. Vers. Kiel 1898. S. 49—67. 10 Textfig.

9. — Gemeinsame Entwickelungsformen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. Ebendort. S. 67—79. 13 Textfig.

10. Mitrophanow, Paul, Teratogenetische Studien III. Einfluss der veränderten Respirationsbedingungen auf die erste Entwickelung des Hühnerembryos. Arch. f. Entw.-Mech. 1900. Bd. X. S. 1—51. Taf. I, II. 6 Textfig.

11. Peebles, Florence, Some Experiments on the Primitive Streak of the Chick. Arch. f. Entw.-Mech. 1898. Bd. VII. S. 405—429. Taf. XI, XII. 21 Textfig.

12. Schauinsland, H., Beiträge zur Biologie der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwickelung der Sauropsiden. Anat. Anz. 1899. Bd. XV. S. 309—334. Taf. II, III.

13. Rabl, C., Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. 1889. Bd. XV. S. 113—252.

14. Virchow, H., Der Dottersack des Huhnes. Internat. Beitr. wiss. Medicin. Festschrift f. Rud. Virchow. 1891.

15. — Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1892. Bd. LIII. S. 161—206.

16. — Das Dotterorgan der Wirbeltiere. (Fortsetzung.) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL. S. 39—101.

Buchdruckerei Richard Hahn (H. Otto), Leipzig.

(From the Anatomisches Institut, Freiburg i. Br., and University College, Cardiff.)

On the Perilymphatic Spaces of the Amphibian Ear.

By

H. Spencer Harrison,

Demonstrator and Assistant-Lecturer in Zoology, University College, Cardiff.

(With Plates XI—XIII and 3 Figures in the Text.)

Contents.

I. Introduction.

The perilymphatic system of the Amphibian ear has been described, in greater or less detail, by Hasse [*1*, *2*, *3*], Retzius [*4*], Kuhn [*5*], Villy [*6*], and Gaupp [*7*]. The work of Retzius is regarded as the standard book of reference for questions dealing with the Vertebrate ear, and his description of the perilymphatic system is the one commonly accepted. According to his accounts, the space between the walls of the auditory capsule and the membranous labyrinth (the cavum perilymphaticum), is occupied by a loose meshwork of connective tissue, in the interstices of which is the perilymph, and through which the nerves and bloodvessels run. The membranous labyrinth is, therefore, assumed to float more or less freely in the perilymph, being

however anchored to the walls of the capsule by connective tissue strands. On this view it is evident that vibrations imparted to the perilymph are free to travel through the fluid to any part of the outer wall of the labyrinth, and are not so directed as to affect particular regions only. To make it clear that I am correctly representing Retzius' views, I quote some statements from his previously mentioned work. Speaking of *Proteus anguinus*, he says: "Der die Kapselhöhle einnehmende perilymphatische Raum, welcher das häutige Gehörorgan enthält, ist wie überall nach aussen hin durch das Periost gegen die Kapselwand begrenzt, er umfasst die häutigen Bogengänge und Ampullen mit wenig räumlichen Kanälen; um den Utriculus und den Sacculus bildet er eine grosse, zusammenhängende Höhle, welche besonders nach aussen und hinten am Sacculus sehr weit und räumlich ist; in der äusseren periostalen Wand derselben laufen Blutgefässe; die Höhle enthält die reichliche Perilymphe.“ From his detailed account of the parts in *Rana esculenta*, I select the following passages: "In die oben beschriebene knorpelig-knöcherne Gehörkapsel eingeschlossen liegt das *membranöse Gehörorgan.* Es füllt aber jene, wie bekannt, nicht vollständig aus; zwischen ihm und dem die Kapselwand eng bekleidenden Periost ist vielmehr ein im Ganzen nicht unbedeutender *perilymphatischer Raum* vorhanden. . . . Am oberen Teil des Gehörorgans, am Utriculus mit dem Sinus superior sowie an den Ampullen und Bogengängen ist der Raum verhältnismässig weit. . . . Die äussere Begrenzung des perilymphatischen Raumes, das Periost (resp. Perichondrium), ist eine sehr dünne Bindegewebsmembran. . . . Von dieser eigentlichen periostalen Membran gehen bald reichlicher, bald sparsamer, verzweigte Faserbündel aus, welche den perilymphatischen Raum mit einem eigentümlichen Netzwerk durchziehen und an der äusseren Wand des membranösen Gehörorgans sich befestigen. . . . Von dem perilymphatischen Raume gehen zwei wichtige Gänge als Ausstülpungen derselben aus, nämlich: der ductus perilymphaticus und ein bisher unbeschriebener Gang.“

From these quotations, it is clear that Retzius regarded the "perilymphatischer Raum“ as constituting a continuous space, which surrounds the whole labyrinth, and in which perilymph and connective

tissue are intermingled. Arising from this general perilymphatic space he found in the frog and other Anura two canals, the ductus perilymphaticus and the ductus fenestrae ovalis. The former of these was discovered by Hasse, who called attention to its close association with the labyrinth at certain points; it has been observed by several subsequent workers. Owing to failure in recognising that the ductus perilymphaticus opens, not into an extensive space surrounding the whole labyrinth, but into a restricted space lying in the region between the outer lateral wall of the sacculus and the membrane of the fenestra vestibuli (ovalis), the complete physiological significance of the perilymphatic system has never been realized. I hope to prove in the present paper that the disposition of tissues and fluids within the cavum perilymphaticum is such as to allow of the transmission of vibrations from the membrane of the fenestra vestibuli, through the perilymph, to certain parts of the wall of the membranous labyrinth, and to these parts alone. The labyrinth is not surrounded by fluid; on the contrary the enclosing space is occupied *partly by connective tissue, and partly by definite, constant, and restricted spaces, containing a non-corpuscular fluid, the perilymph.* It is therefore necessary to distinguish between *perilymphatic tissue*, in which fixed, formed elements predominate[1]), and *perilymphatic spaces*, which are bounded by well-defined walls and have fluid contents only. It is only over certain areas, three in number, of the pars inferior of the labyrinth, that vibrations of the perilymph are in a position to affect the endolymph in a definite manner. Over these areas the labyrinth wall remains thin, the cells indeed becoming flattened; over the rest of the wall thickening takes place by the development of a dense, almost cartilaginous layer ("Spindelknorpel" of Retzius), consisting of specialized perilymphatic tissue. To the thin areas the perilymphatic spaces are applied, so that the dividing wall between perilymph and endolymph consists of two layers, the ectodermal epithelium of the labyrinth and the pavement endothelium of the perilymphatic space. These thin membranes, being attached all round their periphery to thicker parts of the

[1]) The amount of fluid within the interstitial spaces of this tissue varies in different regions, being apparently greatest around the canals.

labyrinth wall, are clearly in a position to transmit vibrations from perilymph to endolymph. I shall therefore speak of them *tympanal areas.*

In discussing the results of previous observers, I shall be concerned mainly with their descriptions of the ductus perilymphaticus and its diverticula. By most of them the ductus was supposed to open into the large space they believed to surround the whole labyrinth. Villy however (l. c.), described the ductus as ending blindly in the perilymphatic tissue.

As regards methods, I have relied mainly on the examination of serial sections of specimens in various stages of growth. I have however, in several instances, made use of the wax-model method of Born, or rather, the modification of this method pursued in the Anatomisches Institut, Freiburg. The admirable arrangements existing in the Institut render the preparation of wax-models a comparatively simple task, the large projection-apparatus in particular contributing greatly to the ease and rapidity with which drawings of a series of sections can be prepared.

I wish here to express my heartiest thanks to Professor Wiedersheim for his kindness in placing the resources of the Anatomisches Institut at my disposal. I am also under the greatest obligation to Professor Gaupp, who suggested this research, and allowed me the use of his many models and series of sections. In addition I have to thank him for his ready assistance in various directions, and for the interest he has taken in the progress of the investigation.

II. The Perilymphatic System in the Urodela.

As might be anticipated, the simplest condition of the perilymphatic spaces is to be found in the Urodela, although we can even here trace the origin of the greater complexity existing in the Anura (see Diagrams 1, 2 and 3). Speaking generally, we recognise in the Urodela, as the most extensive portion of the perilymphatic system, a large space lying in the main laterally and externally to the sacculus, and in close contact with the membrane closing the fenestra vestibuli (fenestra ovalis). For this portion I shall use the term *spatium sacculare* (see Diagram 1 and fig. 1, *S. S.*). From its cavity a duct,

narrow in some forms, wider in others (figs. 1—12, *D. P.*), passes across by a more or less convoluted course to the inner wall of the capsule, and runs through into the cavum cranii by an aperture just posterior to that for the posterior branch of the auditory nerve (figs. 1, 6, 7). We may call the duct, the *ductus perilymphaticus*, one of the names given to it by Hasse [*2*], rejecting his alternative term of "aquaeductus cochleae". His use of the name "foramen rotundum" for

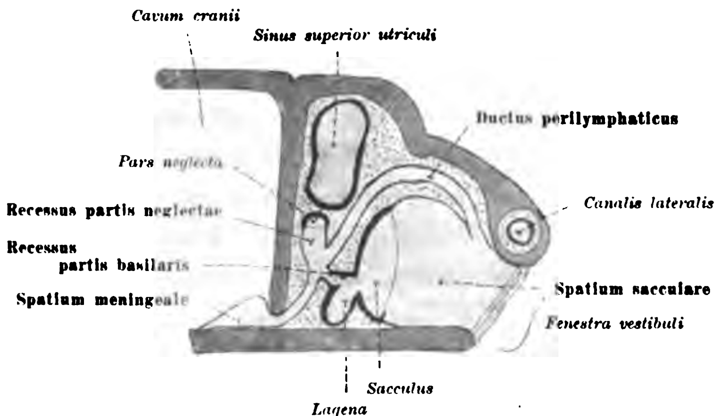


Diagram 1.
Transverse section through auditory capsule of a Urodele, compounded of a series of sections. The pars basilaris is seen at the upper end of the lagena. For convenience the pars neglecta is shown separated from the sacculus. The areas of contact between the walls of the perilymphatic spaces and the tympanal areas of the sacculus, pars neglecta and pars basilaris are shown as fine lines. Perilymphatic tissue dotted, except where forming specialized layer of wall of labyrinth or perilymphatic system.

the aperture from the auditory capsule into the cavum cranii can also scarcely be justified by our knowledge of the comparative anatomy of the parts concerned. For this aperture the name *foramen perilymphaticum* is less objectionable. Within the cavum cranii the ductus opens into a space lying between certain layers of the brain-coverings. It is situated in the ventro-lateral angle of the cranial cavity, partly ventral and partly posterior to the root of the auditory nerve. The term *spatium meningeale* (*S. M.* fig. 7, 12) will be used for this intra-cranial space. Another well marked and constant space appears as a short and wide diverticulum of the ductus perilymphaticus,

situated within the auditory capsule near the point where the ductus passes through the foramen perilymphaticum. This space is in close relation to the pars neglecta, and the endolymphatic and perilymphatic cavities are here separated only by a very thin cellular membrane; it may therefore be appropriately called the *recessus partis neglectae* (fig. 6, *R. N.*). Finally, there is, in some Urodeles at least, a short diverticulum from the ductus, with similar relations to the pars basilaris; this space may be termed the *recessus partis basilaris* (figs. 8, 9, 10, 13′, *R. B.*). It attains much greater importance in the Anura (figs. 14, 17, 25 etc.).

In introducing these new terms, I do not wish to exaggerate the degree of independence possessed by the parts they indicate. The boundaries are somewhat arbitrary, and it is largely for the sake of clearness and directness of description that I have found it necessary to devise a special nomenclature. As will be seen, however, the terms have a morphological as well as a practical, significance.

We may now consider in some detail the perilymphatic system of one of the Urodela, that namely of an adult *Triton taeniatus*.

The description is taken chiefly from a wax-model of the auditory labyrinth, with its nerves and perilymphatic spaces.

The spatium sacculare is large (fig. 1, *S. S.*), and seen from the side it completely hides from view the sacculus and lagena. It is most extensive in the ventral and posterior region of the auditory capsule. Seen from above its upper part lies within the circle formed by the horizontal semicircular canal and the recessus utriculi, being in contact with the recessus and the two ends of the canal. Its anterior limit occurs immediately posterior to the bifurcation of the anterior division of the auditory nerve, and its posterior limit is a little anterior to the ampulla of the posterior semicircular canal. It extends dorsally as high as the lower part of the sinus superior of the utricle, and ventrally, to the floor of the capsule. Its outer surface is convex, whilst the inner, which is in the main applied closely to the outer convex wall of the sacculus (tympanal area), is concave.

The space as a whole is therefore somewhat the shape of a concavo-convex lens of rather irregular outline. One of the chief irregula-

rities is caused by the flattening of the postero-ventral portion of the space, over the area occupied by the fenestra vestibuli (fenestra ovalis). There is here also another peculiarity, comparable with a feature first described by Retzius (l. c.) in the Anura. In Triton the membrane of the fenestra vestibuli is not attached all round to the margin of the fenestra, but posteriorly is, as it were, pushed away from the margin so as to form a small recess, the dorsal roof of which is part of the floor of the capsule, whilst ventrally it is bounded by the membrane containing the operculum (stapes). Within the recess is a perilymphatic space, opening anteriorly by a wide aperture into the spatium sacculare (figs. 2, 3, 4, *R. V.*). The result is that in some transverse sections, the operculum appears as a cartilaginous element lying below the auditory capsule, and attached to it by membrane laterally and medially (fig. 5, *R. V.*). The perilymphatic space however is closely applied to the inner face of the membrane over the whole of its extent. The portion which passes out through the fenestra is comparatively small. It may be described as the *recessus fenestrae vestibuli.* Retzius gave the name of saccus fenestrae ovalis to a perilymphatic space having essentially similar relations in the Anura. Here however the portion lying outside the capsule is in the anterior region of the fenestra, and not in the posterior as in Triton. The two spaces are closely comparable, inasmuch as they are both in all probability the result of a tendency of the parts of the perilymphatic system to grow out beyond the space in which they are confined, the outgrowths occurring at the points of least resistance.

The ductus perilymphaticus arises from the recessus just described. It runs out laterally through an aperture in the bony shelf above the recessus, passing first into the osseous canalis externus at its posterior limit (fig. 2). The ductus bends first backwards then inwards below the posterior end of the horizontal semicircular canal, and after making a short loop passes over the posterior ampulla into the vertical circle formed by the posterior canal and the posterior sinus of the utricle. It here makes an irregular U-shaped bend, and then passes inwards and forwards anteriorly to the posterior sinus of the utricle, dorsally to the lagena and ventrally to the pars neglecta. The re-

cessus partis neglectae is a short dorsal diverticulum given off from the ductus as it passes below the pars neglecta (figs. 1, 13). At the point of origin of the recessus, the ductus makes a bend to run directly inwards to the foramen perilymphaticum, passing through this aperture to join the spatium meningeale (fig. 1). This is of limited extent, passing forwards some little distance in the cranial cavity below the posterior portion of the root of the auditory nerve, and terminating posteriorly almost immediately behind the foramen perilymphaticum. In Triton it is confined to the ventro-lateral angle of the cavum cranii on each side, and does not extend any great distance either dorsally or towards the middle line. Both Hasse [*1*] and Retzius [*4*] state that the ductus perilymphaticus, on entering the cranial cavity, opens into the "cavum epicerebrale". The former observer says, speaking of the frog: "Somit sehen wir denn, dass die Perilymphe einmal durch die Doppelröhre des cavum perilymphaticum und den saccus perilymphaticus in ein peripherisches Lymphgefäss und dann, wie bei den übrigen Amphibien, in das cavum epicerebrale abfliessen kann." In all the Amphibia I have examined, *I have tried in vain to detect any free communication between the restricted perilymphatic system, and any lymphatic spaces either within or without the brain case.* The spatium meningeale of Triton is not in communication with the subdural space, as Hasse and Retzius appeared to consider. It lies apparently rather between two layers of the dura mater[1]) itself. In this conclusion I am in agreement with Miss O'Neil [*8*], who gave the term spatium interdurale perilymphaticum to the space in which the spatium meningeale lies. It seems probable that Hasse and Retzius, working by means of injection, were deceived by the ease with which the delicate walls of these spaces can be ruptured.

[1]) Our knowledge of the cerebral membranes in the lower Vertebrata is still unsatisfactory. For the different views on this question I refer to Gaupp (Anat. des Frosches. Abt. II. Erste Hälfte. II. Auflage) O'Neil [*8*] and Sterzi [*9*]. Miss O'Neil's work was done under Prof. Gaupp's supervision. It is clearly a matter of great difficulty to decide how far the disposition of the various layers is determined by the ingrowth of structures naturally foreign to the cranial cavity, and how far it is the result of an independent tendency to stratification. The question is rendered still more difficult by the action of reagents in producing artificial spaces.

The recessus partis basilaris is so small in *Triton taeniatus*, that I postpone the consideration of this space till a later stage.

Before considering the slight differences between the perilymphatic systems of Triton, Salamandra, and Siredon, I have to discuss a question of some importance with regard to the structure of the pars basilaris in Urodela. Speaking of the Salamandrina, Hasse [*3*] says ".... nach hinten und etwas nach unten vom Anfangsteile[1]), zwischen ihm und der lagena, macht sich eine neue, rundliche Ausbuchtung des Sacculus, und zwar im Bereiche der äusseren Wand des ductus perilymphaticus, geltend, und diese zeichnet sich dadurch aus, dass, während die Wände der beiden vorderen Ausbuchtungen ziemlich gleichmässig erscheinen, der Grund dieser zu einer zarten Membran verdünnt ist, während der übrige Teil einen verdickten, knorpelartigen Ring darstellt, an dessen hinteren Teil ein Nerv tritt, und der dann hier eine macula acustica zeigt. Diese Ausbuchtung ist die pars basilaris der Schnecke, die aus einer zarten membrana basilaris[2]) und dem Knorpelringe besteht." Kuhn [*5*] says: "Als das wichtigste Organ im häutigen Labyrinth der Amphibien ist jener Teil der pars inferior zu betrachten, den wir als pars basilaris cochleae beschrieben haben und der im Fischlabyrinth in gar keiner Weise angedeutet ist. Mit Ausnahme von Proteus anguinus lässt er sich bei allen Amphibiengattungen nachweisen." Again "Am meisten fällt bei Siredon pisciformis die Bildung einer pars basilaris aus, und stellt dieselbe einen ganz kleinen, schmalen, ovalen Knorpelring vor, der an der inneren und oberen Kante der lagena gelegen ist." He also gives figures of the labyrinth in several Urodeles, in which he shows the pars basilaris as an independent structure near the upper end of the lagena. In view of the explicit statements of these two careful observers it is interesting to find that Retzius, in describing the auditory labyrinth of *Salamandra maculata*, says: "Es findet sich keine, wie Hasse angiebt und Kuhn es zeichnet, wirkliche abgetrennte Pars basilaris, kein Knorpelrahmen, wie bei den Anuren, sondern nur die abgetrennte Papilla basilaris an der Innenfläche des oberen Lagena-

---

[1]) Pars neglecta (Retzius).

[2]) Several of Hasse's homologies are based on insufficient evidence. This is a case in point.

endes vor; diese Papilla wird durch den Ramulus ampullaris posterioris, in dessen Nähe sie liegt, ziemlich verborgen; doch gelingt es bei gewissen Lagen, dieselbe gut zu beobachten; von oben gesehen hat sie sogar eine Aehnlichkeit mit einem Knorpelrahmen, indem das obere schmale Ende der Lagena dann rundlich erscheint und die Papilla ihrer Innenwand concaviert anliegt." Of *Siredon mexicanus* he says: "Es hat sich also auch bei Siredon wie bei übrigen höheren Urodelen eine besondere Nervendstelle, eine Papilla ac. basilaris, entwickelt; eine besondere Abteilung oder Ausstülpung der membranösen Wand, also eine selbständige Pars basilaris mit Knorpelrahmen, giebt es jedoch nicht bei diesen Tieren; die Papilla basilaris ist noch in der Lagena cochleae belegen."

In spite of the statements of Retzius, there is no doubt that the older observers were right. *The pars basilaris is present as a separate evagination of the upper part of the lagena* (*R.B.* figs. 10, 11, 12, 13'). The "Knorpelrahmen"[1]) described by Hasse and Kuhn is a structure owing its existence to the association of perilymphatic spaces with the labyrinth wall. As I have already mentioned, the perilymphatic tissue[2]) undergoes what we may describe as a condensation around the ectodermal epithelium of the labyrinth. The tissue so produced (Spindelknorpel) consists of a matrix, containing spindle-shaped and branched cells, and sometimes fibres. It serves as a skeletal support for the labyrinth, the windings of which it closely follows. It is however absent over the areas to which the perilymphatic spaces are applied (tympanal areas), and the thin membrane separating perilymph and endolymph is therefore stretched across a firm framework of this skeletal tissue (fig. 13'). In the pars basilaris of *Salamandra maculosa* I have found the "Knorpelrahmen" clearly shown, but in *Siredon pisciformis* it was not present; probably however its absence was due to

[1]) The name is due to Deiters [*10*].

[2]) Speaking of the appearance of the pars basilaris in the Amphibia, Gegenbaur says: "Die Endstellen von Nerven im Labyrinth sind jetzt *zweifacher Art. Eine erhält eine Verbindung mit dem Cranium, während alle anderen einer solchen ermangeln, und diesen Zustand fernerhin beibehalten*" (Vergl. Anat. der Wirbeltiere. 1898. Bd. I. S. 886). This is incorrect, the skeletal support of the pars basilaris having nothing to do with the cartilage of the skull.

the immaturity of my specimen. The small size of *Triton taeniatus* rendered it impossible to attain certainty on this point. In view of the statements and figures of Kuhn (l. c.) there is little doubt that most of the Urodela resemble *Salamandra maculosa* in this respect.

The perilymphatic spaces in *Salamandra maculosa* differ very slightly from those of *Triton taeniatus*, though certain parts are more clearly shown in the former owing to its much greater size. This is especially the case with the recessus partis basilaris, which arises from the ductus perilymphaticus and runs directly backwards and downwards to the pars basilaris. To the inner ventral surface of this its wall is closely applied. Just before reaching the pars basilaris it is completely surrounded by the above mentioned "Spindelknorpel", which is in this region considerable in amount; the portion forming the "Knorpelrahmen" is continuous with that surrounding the recessus partis basilaris, as well as with that supporting the wall of the lagena (fig. 13'). The recessus partis neglectae resembles that of Triton, as does also the recessus fenestrae vestibuli. There is however in the Salamander a diverticulum of the spatium sacculare which suggests the ductus and saccus fenestrae ovalis, described by Retzius in the Anura.

Siredon pisciformis may be dismissed in a few words. There is no recessus fenestrae vestibuli. The ductus perilymphaticus is wider and pursues a much straighter course than in the two previously described forms. The spatium meningeale is relatively more extensive than in the other cases, and its boundaries appear to be less definite (figs. 7, 12).

The perilymphatic system agrees in all essential respects in the above three species. From Retzius' descriptions of the ductus perilymphaticus in several other Urodela, the condition is probably much the same throughout the group.

The most striking feature in the perilymphatic system is the association of the spaces with the sacculus, pars neglecta and pars basilaris respectively (figs. 6, 13, 13'). It can scarcely be doubted that the function of the thin membranes separating perilymph from endolymph, and stretched in each case across a rigid frame, is connected with the function of hearing. The arrangements are such that vibra-

tions of the perilymph must be transmitted to the tympanal areas, each of which is in close proximity to a macula acustica. The walls of the ductus are in the adult so thickened that delicate vibrations could not pass into the perilymphatic tissue (figs. 3, 4, 5). The only course would therefore be as follows: — Perilymph of spatium sacculare is affected by vibrations of the membrane of the fenestra vestibuli, tympanal area of sacculus wall receives vibrations and passes them on to endolymph, by which the cells of the macula acustica are more or less directly affected; vibrations also pass along ductus perilymphaticus and set in motion the tympanal areas of the wall of the pars neglecta and pars basilaris respectively. Eventually the vibrations are lost in the spatium meningeale, which has probably a function comparable with that of the membrane of the foramen rotundum of higher forms. It is interesting to note that the pars superior of the labyrinth is not in a position to receive vibrations directly from the perilymph. These must be transmitted chiefly from the endolymph of the pars inferior. This fact is not without importance in view of the serious doubt that exists as to whether the pars superior is concerned in audition.

In the development of the perilymphatic system in Triton taeniatus, the first portion to appear is the recessus partis neglectae, which is present in a larva of 12 mm. The foramen perilymphaticum is also present as an independent aperture, though at this stage it is filled up by connective tissue. The first portion of the spatium sacculare to develop is that lying above the fenestra vestibuli. The ductus perilymphaticus grows[1]) out from the recessus partis neglectae and joins the spatium sacculare. The spatium meningeale is also formed by the ingrowth of the recessus partis neglectae through the foramen perilymphaticum into the cavum cranii. When the larva has reached a length of 30 mm the essential conditions are as in the adult, the chief differences lying in the smaller extent of the spatium sacculare, in the straighter course of the ductus, and in the inconspicuous size of the spatium meningeale. The recessus fenestrae vestibuli is being formed

[1]) The connective tissue cells in the region concerned no doubt take part in forming the walls of the advancing spaces.

by the forward growth of the posterior border of the fenestra, which takes place so as to form the roof above the recessus. It is worthy of note that the roof is not preformed in cartilage, this and other facts suggesting that the restriction of the fenestra vestibuli is a secondary process (figs. 4, 5).

Ossification extends forwards slightly beyond the origin of the ductus, and leaves a small aperture through which this canal leaves the recessus (figs. 2, 3).

III. The Perilymphatic System in the Anura.

The perilymphatic system of the Anura can be traced with great clearness to a further development of the corresponding parts in the Urodela. *The chief advance is associated with an increase in the size and importance of the recessus partis basilaris, and an alteration in its position.* This change is concomitant with the progressive development of the pars basilaris, which becomes of much greater functional importance in the group now under consideration. From a position immediately dorsal to the lagena in the Urodela, it comes in the Anura to lie mainly posterior to this structure, attaining also a much greater degree of independence. It is situated nearer to the floor of the capsule, and since the perilymphatic recessus is chiefly ventral to the pars basilaris, the former is brought into direct contact with the cartilage of this region, with results to be presently indicated. Another effect of the change in position of the two associated structures, is seen in the fact that in some forms the recessus is no longer in immediate communication with the ductus perilymphaticus as it is in Urodeles, but is drawn out into a short canal, which for descriptive purposes we may call the *ductus reuniens* (see Diagrams 2 and 3).

Hasse [*1*] arrived at a very different conclusion as to the course taken by the modifications, inasmuch as he apparently considered that the recessus partis basilaris is a portion of the ductus lying in the direct course from the spatium sacculare to the spatium meningeale. Retzius appears to be of the same opinion. Villy's results are vitiated by his mistake of describing the pars basilaris as the lagena; in ad-

dition he speaks of the ductus as terminating blindly in the perilymphatic tissue. He thus failed to recognise that the perilymph of the ductus is in a position to transmit vibrations imparted to it from the perilymph of the spatium sacculare, which he overlooked. His suggestion that the spaces are concerned in the conduction of sound is therefore put forward very tentatively, and is based on the probability of vibrations being conveyed from the pharynx to the perilymphatic system, and not from the fenestra vestibuli.

In *Rana fusca*[1]) we find that the most extensive portion of the perilymphatic system is, as in the Urodela, the spatium sacculare. Here also its cavity is separated from that of the sacculus by a thin membrane, which embraces practically the whole of the outer lateral wall of the sacculus (fig. 23). From the spatium sacculare the ductus perilymphaticus arises, and pursues essentially the same course as in the lower group. In the Anura generally, the spatium sacculare extends further dorsally than is the case in the Urodela, and it is from this upper part, which lies externally (laterally) to the sinus superior utriculi, that the ductus takes its origin. It passes inwards to the foramen perilymphaticum, running below the posterior end of the horizontal canal, above the lagena and pars basilaris, below the pars neglecta. Within the cranial cavity it joins the spatium meningeale. The recessus partis neglectae has relations to the pars neglecta similar to those existing in the Urodela. In the Anura however, only the posterior part of the floor of the pars neglecta constitutes the tympanal area. The greater part of the wall of the pars basilaris is much thickened by the development of "Spindelknorpel" (fig. 14 *sk*). This brings into greater prominence the unthickened area in contact with the recessus partis basilaris. It is not always possible to detect more than one layer of cells between perilymph and endolymph, though it is probable two layers are present. The appearance in fig. 14 is due to the fact that the membrane is seen partly in surface view. The tympanal area of the pars basilaris in the Anura is the most conspicuous example of a definite arrangement for the transmission of vi-

[1]) Prof. Gaupp informs me that he believes this species to be identical with Rana temporaria.

brations to the endolymph. In addition to its connection with the spatium sacculare by means of the ductus perilymphaticus, the recessus partis basilaris has associated with it a special aperture in the floor of the auditory capsule, opening into the anterior region of the fissura

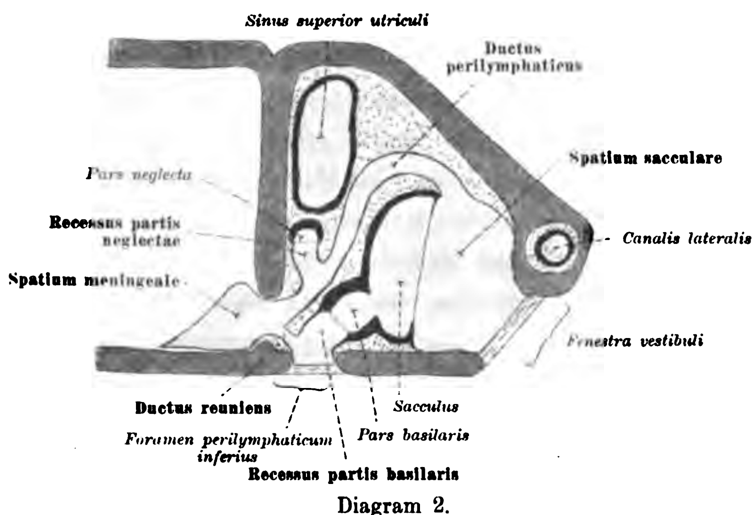


Diagram 2.

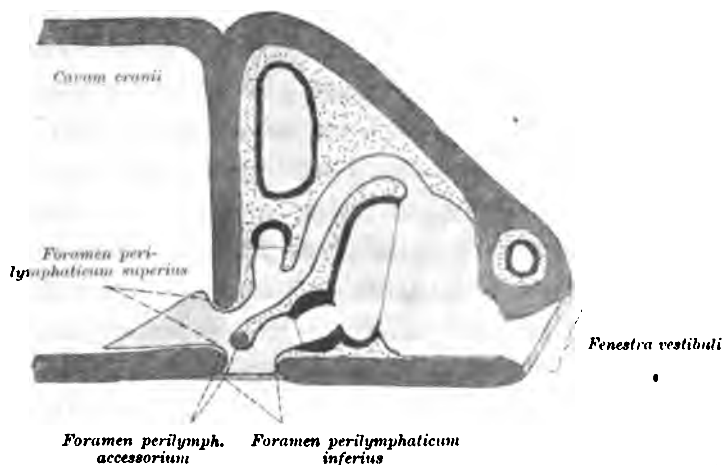


Diagram 3.

Diagrams 2 and 3. Constructed like Diagram 1. 2 represents the condition in larva of Pelobates fuscus (44 mm). It forms an intermediate stage between 1 and 3. 3 represents the adult condition in *Rana fusca* and Pelobates. The ductus reuniens now passes into the cranial cavity to join the ductus perilymphaticus. I have labelled the aperture through which it passes, the foramen perilymphaticum accessorium, to indicate its origin. At an early stage it becomes part of the fissura metotica. Tympanal areas and perilymphatic tissue as in 1.

metotica[1]) (foramen jugulare, fig. 27). Through this aperture the recessus passes out of the capsule and enlarges to form a considerable perilymphatic space occupying the anterior end of the metotic fissure, and passing backwards a short distance to end blindly anterior to the points of exit of the ninth and tenth nerves. For the portion of the perilymphatic space lying outside the auditory capsule and the brain case, we may retain the term *saccus perilymphaticus*, used by several previous observers (fig. 27, 28). The saccus is bounded ventrally by a membrane continuous with the perichondrium of the outer surface of the chondrocranium. It is not possible to define accurately the respective limits of the recessus partis basilaris and the saccus perilymphaticus, the latter being merely an expanded continuation of the former.

So far, we have not seen how the recessus partis basilaris is in communication with the ductus perilymphaticus. In *Rana fusca* this takes place not within the auditory capsule, but within the cavum cranii. As the recessus partis basilaris passes out of the auditory capsule to become the saccus perilymphaticus, it gives off a canal which passes into the cavum cranii through the anterior end of the fissura metotica This is what Gaupp [7] has called the *canalis anastomoticus* (seen in fig. 27) and it appears at once to join the pars meningealis. As a matter of fact I shall give reasons for the view that what is here apparently the posterior part of the spatium meningeale, is really a portion of the ductus reuniens, which from a position within the auditory capsule, has been included within the cranial cavity by the alteration in position of the slender bar of cartilage which separates the foramen perilymphaticum from the new aperture in the floor of the capsule (see figs. 18, 19, 20, 26 and 27).

We see then that whereas the ductus perilymphaticus and its aperture into the cranial cavity have much the same relations as in the Urodela, the recessus partis basilaris attains a greater importance, and acquires independent relations with the exterior. For the foramen corresponding to the foramen perilymphaticum of the Urodela, Gaupp [7]

---

[1]) This term was introduced by Gaupp for the corresponding aperture in Lacerta agilis [14].

has used the term *foramen perilymphaticum superius*, and the new aperture in the base of the auditory capsule he calls the *foramen perilymphaticum inferius.* Hasse spoke of the single aperture in the Urodela as the "foramen rotundum", and the condition in the Anura he regarded as equivalent to a "geteiltes foramen rotundum". Now in the first place, the homology with the foramen rotundum has never been established, and in the second, my results lead me to the conclusion that *the new aperture in the Anura has been acquired independently of the older one*, although ontogenetically in some forms the two apertures are the result of division of a single one.

I shall therefore make use of the terms suggested by Gaupp, which do not involve the acceptance of doubful homologies.

We may now turn to the consideration of certain facts of anatomy and development, which throw light upon the phylogeny and significance of the perilymphatic spaces.

In a larva of *Pelobates fuscus* (total length 44 mm), we find as usual a large spatium sacculare, extending upwards as far as the sinus superior utriculi. The ductus perilymphaticus arises in its dorsal and posterior region and runs at first backwards as a wide tube, along the upper surface of the horizontal canal; it then curves round below the posterior end of the canal and runs to the foramen perilymphaticum superius by a course similar to that already described in R. fusca. The recessus partis neglectae is well developed, but the spatium meningeale is as yet very restricted in extent (fig. 15). The large recessus partis basilaris leaves the auditory capsule by the foramen perilymphaticum inferius, and expands to form the saccus perilymphaticus (figs. 18—21). The latter is here a considerable sac, lying in a groove in the floor of the skull, just below the partition between auditory capsule and cavum cranii (fig. 21, *S. P.*). *It has at this stage no relations to the fissura metotica,* which does not extend so far forward as the saccus. The connection between recessus partis basilaris and ductus perilymphaticus does not, therefore, take place within the cavum cranii, but by means of a canal — ductus reuniens — leading directly from the recessus to the ductus perilymphaticus, and lying entirely within the auditory capsule (figs. 18, 19, 20, *D. R.*). It runs along a groove in

the internal ventral angle of the capsule, this groove for a very short distance even becoming a canal (fig. 19). Here then we have a condition resembling in essential features that found in the Urodela, the most important difference lying in the fact that the greatly enlarged recessus partis basilaris has acquired an independent outlet, and has therefore entered upon new and direct relationships with the soft parts surrounding the skull. The membrane forming the ventral boundary of the saccus and recessus is probably at this stage of as great functional importance as that closing the fenestra vestibuli. It is indeed possibly of greater importance, if we may trust the evidence afforded by a structural feature shown in fig. 21 (*st*), and discussed in the sequel.

We should naturally anticipate that, since *Pelobates fuscus* is a lower type than *Rana fusca,* the former would exhibit the more primitive features, if no secondary modifications had interfered with the course of development. This consideration, taken in conjunction with facts derived from the study of the Urodela, would lead us to conclude that the arrangement of parts just seen is less modified than that found in R. fusca, and that therefore the foramen perilymphaticum inferius is a newly acquired aperture, independent of the foramen perilymphaticum superius, and that the recessus partis basilaris originally communicated with the ductus perilymphaticus within the auditory capsule. This conclusion is strengthened by the course of development in Pelobates itself. From the condition just described, the parts come to assume relationships almost identical with those found in R. fusca. In a young Pelobates, just after metamorphosis (length 40 mm) the saccus perilymphaticus lies within the anterior end of the fissura metotica, and the ductus reuniens is no longer within the auditory capsule (fig. 22). There has in fact been an extension forwards of the fissura metotica, and in addition the narrow bar of cartilage formerly lying between the ductus reuniens and the cavum cranii has disappeared, giving place to another which separates the ductus reuniens from the cavum perilymphaticum. It therefore appears at this stage as though the recessus partis basilaris (or saccus perilymphaticus) sent a short canal into the cranial cavity, through the anterior end of the fissura metotica, to join the spatium meningeale. What is

apparently the posterior part of the latter, is however in reality the anterior end of the ductus reunieus, which has undergone a secondary change in position. It cannot be distinguished by observation from the spatium meningeale, with which it has become incorporated (fig. 22).

The development of the perilymphatic spaces in R. fusca appears to be modified in several respects. It is especially interesting to find that the first part of the system to develop is the recessus partis basilaris[1]) (fig. 24). When the larva is about 18 mm in length, the pars basilaris is situated in a well marked depression of the floor of the capsule; posteriorly to it is the recessus, which passes out through the lower and outer part of the common aperture which at this stage represents the foramen perilymphaticum inferius as well as the for. peril. superius. The whole of the aperture leads at this stage into the cavum cranii, and the fissura metotica commences at a point very slightly posterior to its posterior border. The fact that the foramen perilymphaticum inferius at this stage opens apparently into the cavum cranii seems to require an explanation, since in the larval Pelobates it passes to the exterior of the skull. Even in the adult Rana however it is not easy to define the limits of the fissura metotica. The course of development in Pelobates seems to me to prove that the foramen perilymphaticum inferius originally opened on the surface of the skull, and that the condition just described in Rana — a condition only found during a very short period — is secondary, as is also the origin of the two apertures as a single one in this form.

At 23 mm the recessus partis neglectae is evident, and has commenced to pass into the cavum cranii to form the spatium meningeale. The ductus reuniens is at this stage neither within the cavum cranii

[1]) Villy's [*6*] mistake in interchanging lagena and pars basilaris led him into several other errors. Thus, he says "The lining of the first formed division of the cochlea, i. e. the lagena, is the last to become distinct from the saccular epithelium. This fact may fairly be taken to support my view that the epithelial patches do not develop in the order in which they were evolved". Now since his "lagena" is really the pars basilaris, that is to say the most recent acquirement, the late development of its sensory epithelium requires no explanation. He also errs in attributing the "Knorpelrahmen" to the lagena, as well as the association with a perilymphatic space.

nor the cavum perilymphaticum but follows the course of the perilymphatic aperture. No stage is passed through comparable with the earlier one of Pelobates, as regards the course of the ductus reuniens.

At 27 mm, the spatium sacculare and ductus perilymphaticus are well developed. The foramen perilymphaticum superius is separated from the foramen peril. inferius by a slender bar of cartilage. The latter aperture now opens into the fissura metotica. The ductus reuniens passes into the cavum cranii by a small aperture lying immediately anterior to the fissura metotica (cf. figs. 27, 28). This is the *foramen perilymphaticum accessorium* of Gaupp [7], and at a later stage it becomes part of the metotic fissure by the disappearance of the narrow dividing band of cartilage. The question as to the significance of this temporary foramen is of some interest. I believe it to have been originally quite separate from the fissura metotica. A study of figs. 18, 19, 20, 21 (of Pelobates), will aid in the comprehension of this point. As I have said, the ductus reuniens, which in these figures is seen to run in the auditory capsule, becomes included in the cavum cranii through the disappearance of one bar of cartilage and the development of another. A comparison of fig. 18 (of Pelobates) with fig. 26 (of Rana) will make this clear. If however, the tract of cartilage which, in fig. 20, is seen to separate the ductus reuniens from the cavum cranii, were to disappear, we should have a condition identical with that shown in fig. 27, in which the aperture leading into the cavum cranii is the foramen perilymphaticum accessorium. The latter aperture is in fact the necessary consequence of the secondary inclusion of the ductus reuniens within the cavum cranii. By its fusion with the fissura metotica it has aided in the forward extension of this aperture, a process which has also probably been assisted by the inhibitory action of the saccus perilymphaticus on the process of chondrification in this region.

In a metamorphosed animal of 20 mm length, the indications of the change in course of the ductus reuniens are very marked, especially in the light of the condition observed in Pelobates. It runs on the medial side of the bar separating the foramen perilymphaticum inferius from the for. peril. superius, and the bar itself is strongly curved

towards the cavum perilymphaticum (fig. 26). The foramen perilymphaticum accessorium has become part of the fissura metotica, and the general arrangements are much as in the adult. In the latter however the spatium sacculare acquires a somewhat greater extent, inasmuch as it passes round the anterior border of the sacculus so as to lie for a short distance on its inner as well as its outer side. In this region it surrounds the branch of the auditory nerve which supplies the macula of the sacculus.

The conditions existing in the young stages of *Bufo cinereus* are instructive. In a tadpole of 20 mm total length, the ductus perilymphaticus passes inwards and downwards from the upper part of the spatium sacculare, giving off the recessus partis neglectae before reaching the perilymphatic foramen. It can scarcely be said to pass into the cranial cavity at this point, so that there is no spatium meningeale (figs. 30, 31). The foramen perilymphaticum inferius is at this stage continuous with the foramen peril. superius, the combined aperture in its anterior portion lying in the sagittal plane and in its posterior in the horizontal (cf. figs. 30 and 33). Through the posterior part, which represents the foramen perilymphaticum inferius, the recessus partis basilaris leaves the cavum perilymphaticum (figs. 33—35). The communication between the recessus and the ductus perilymphaticus is direct, and in this respect resembles the condition in Urodeles, the ductus reuniens being practically absent. The recessus partis basilaris passes through the aperture into a portion of the cavum cranii which lies in part below the inner border of the auditory capsule. The conditions will be best understood from a study of figs. 29—35. We cannot however call this the spatium meningeale, which always lies further forward and is in direct continuity with the ductus perilymphaticus. It is in fact the saccus perilymphaticus, which reaches the anterior end of the fissura metotica (fig. 35), by running first of all into an apparent recess of the cranial cavity, as shown in figs. 33—35. We have here then relations similar to those existing in an early stage of Rana, and the question again arises as to whether the continuity of the two apertures and their relations to the cavum cranii are more, or less, primitive than the condition found in the larval Pelo-

bates. The parts in this region in both Rana and Bufo show greater evidence of secondary modifications. The recess of the cranial cavity in Bufo, into which the recessus partis basilaris passes, on its way to the fissura metotica, may be explained as the result of a secondary restriction of the fissura metotica. That considerable changes have occurred at this point, and are perhaps still in progress, is proved by the various modifications occurring during development in all the forms — e. g. the temporary formation of the foramen perilymphaticum accessorium in Rana, and the late forward extension of the fissura metotica in Pelobates. In every respect the structural arrangements in the larval Pelobates can be deduced from those found in Urodeles with greater simplicity than is the case with Bufo. If we accept the latter as primitive, then the course of events in Pelobates can only be explained as an independent line of progress from the simple Urodelan condition. Taking all the facts into consideration, I am convinced that the development of Pelobates gives us the key to the difficulties found in the other two forms, and that, in Bufo as well as Rana, the foramen perilymphaticum inferius is an independent aperture which originally opened on to the exterior of the capsule, and that therefore Hasse's expression "geteiltes foramen rotundum" is unjustifiable in a double sense.

The single perilymphatic foramen of Bufo at a latter stage becomes divided into the two we find in the adult. Ontogeny in this case, as in Rana fusca, is not a true record of phylogeny, since there were as we have just seen originally two apertures which are at present in early stages continuous with each other. The dividing bar is formed in such a position that the passage from the recessus partis basilaris to the ductus perilymphaticus is on its medial side; the condition after metamorphosis is therefore similar to that in Rana and Pelobates at the same stage. The chief difference lies in the fact that in Bufo the recessus partis basilaris still passes into the cavum cranii before entering the fissura metotica. The saccus perilymphaticus appears to be of less importance than in the other two cases, if we may judge from its relationships to the perichondrium of the outer surface of the chondrocranium.

The saccus perilymphaticus in the larvae of R. fusca and Pelobates, has at certain stages a peculiar connection with the tracheal chamber, or the lung of its own side (figs. 21, 27, *st.*). In Pelobates the saccus is bounded ventrally by a thick membrane, continuous as already stated, with the outer perichondrium of the chondrocranium. Closely attached to this, at a short distance posterior to the foramen perilymphaticum inferius, is *a dense fibrous strand, which passes vertically downwards to become connected with the dorsal wall of the lung* (fig. 21). The elements of which the strand is composed are chiefly elongated cells, bearing a considerable resemblance to non-striped muscle fibres. A similar arrangement is found in R. fusca tadpoles (fig. 27). From a comparison of various developmental stages of the latter, the fibrous strand appears to be a specialized portion of a longitudinal suspensory ligament, by which at earlier stages the lung is suspended partly from the floor of the skull. The ligament does not consist of especially dense tissue, and whilst its longitudinal line of attachment to the lung is narrow, its dorsal attachment is broad, and extends from the base of the skull outwards to the soft tissues lying below the dorsal aorta of its side. With the exception of the dense fibrous strand — or column, as it might almost be called in Pelobates — the ligament almost completely disappears as development proceeds, nothing remaining of its connection with the floor of the skull, except the strand in question. This represents a growth of fibrous tissue, such as was in nowise foreshadowed by the degree of development reached by the longitudinal ligament, of which it an hypertrophied localized remnant. Near its attachment to the lung, it is connected with a flat band of fibres running horizontally below the pharynx (in Pelobates) to become attached in a precisely similar way to the corresponding region of the opposite side (fig. 21, *st'*). This band has a considerable antero-posterior extent and is attached to each lung along a line running longitudinally on its dorsal surface. It need not however be further discussed here. In *Rana fusca,* as will be seen from fig. 27, the fibrous connection above described is from the floor of the saccus to the wall ot the tracheal chamber, on each side, and not to the lungs as in Pelobates.

In both forms, during, or perhaps a little before metamorphosis, this peculiar connection between lung and perilymphatic system disappears, so that whatever its physiological significance may be in the larva, in the metamorphosed animal the function is either fulfilled by other structural arrangements, or is one which disappears in the change from a purely aquatic to a chiefly terrestrial mode of life. I would venture to suggest that the arrangement may be compared with the connection of the air bladder with the auditory capsule which is found in some fishes (Weberian ossicles). At any rate there is obviously here a very efficient apparatus for passing on changes of pressure within the lung, along the dense fibrous column to the membrane of the saccus perilymphaticus, and thence by the recessus partis basilaris to the interior of the pars basilaris itself. *It seems probable that the function of the apparatus is intimately connected with the aquatic mode of life.* The lungs at this stage are functional in part as swimbladders, and the variations of pressure within their cavities is no doubt partly dependent on the hydrostatic pressure.[1])

The phylogenetic origin of the fibrous strand, in its definite form, I should attribute to the fact that the recessus partis basilaris passed out of the auditory capsule at such a point that it lay directly above the line of attachment of the ligament suspending the lung to the base of the skull. The perilymphatic system thereby accidentally acquired a connection with the lung, and it is to a gradual increase in the intimacy and functional efficiency of this connection, that the existing arrangements in the larva are to be attributed.

With regard to the portion of the perilymphatic system, to which Retzius gave the name of saccus fenestrae ovalis, I have little to add. It is sufficient here to mention that it is a part of the spatium sacculare having much the same relations to the anterior border of the fenestra vestibuli, as we found to obtain in Urodeles between the posterior border of the fenestra and the recessus fenestra vestibuli. In the Anura however it is larger, and the portion of the fenestral mem-

[1]) It has been surmised that the air-bladder, in fishes possessing a Weberian chain of ossicles, is functional as a resonator. This suggestion should not be lost sight of in the present case.

brane related to it contains the pars interna columellae, forming a "pseudoperculum". Owing to the fact that the perilymphatic space passes out through the fenestra vestibuli, the membrane of this aperture and the aperture itself are not coextensive. The membrane (with its enclosed cartilages) forms part of the wall of a space (fossa fenestrae vestibuli) opening into the auditory capsule through the fenestra vestibuli. The arrangement is perhaps of importance in lessening the effect of violent shocks imparted to the membrane.

IV. Discussion of Results, with a theory as to the origin of the Fenestra vestibuli (fenestra ovalis).

From the foregoing it will be realized that the perilymphatic spaces are probably not only of great physiological importance, but have also had considerable influence on the disposition of the skeletal tissues in their neighbourhood.

Our knowledge of the physiology of the "auditory" organ in the lower Vertebrates is so imperfect that it is difficult to select a standpoint from which to view the structural modifications it undergoes in passing from the piscine to the amphibian type. Although we may conjecture that in the fishes there is a perception of vibrations which are transmitted from the surrounding medium, through the tissues of the head or the wall of the capsule to the sensory areas of the labyrinth, yet it is only when we come to the Amphibia that definite structural relations are found which leave us in no doubt as to their significance.[1] Within the limits of the latter group, the accessory arrangements for the transmission of vibrations from the exterior to the labyrinth range from a primitive to a comparatively efficient condition. In the Urodela the only obvious structural advances on the piscine type, are the formation of definite and constant perilymphatic spaces and of the foramina and tympanal areas with which they are associated. These modifications require explanation, and we want to know, if possible, how the spaces first originated, and how they become associated with the foramina. The latter is the more important question,

---

[1]) See however, Howes [*15*], and Sagemehl [*16*].

and we have to consider two chief possibilities — *either* the spaces were the first to appear, and have been the direct cause of the formation of the apertures, *or* the association between spaces and apertures is accidental. I shall attempt to show that the arguments are a priori and a posteriori in favour of the former view, and that by accepting it we not only violate no physiological or morphological probabilities, but also obtain a clearer conception of one of the most important steps in the evolution of the auditory organ of the Vertebrata.

At the beginning of his account of the perilymphatic spaces of the internal ear of Vertebrates, Hasse [*1*] says, ". . . . ich wende mich daher zum zweiten Teile meiner Aufgabe, zur Schilderung der Art und Weise, auf welche die das Labyrinth umspülende Flüssigkeit, der liquor perilymphaticus, sich erneuern und ergänzen kann." In another paper [*3*] he expresses the view that the perilymphatic spaces have exercised considerable influence on the development of the various parts of the labyrinth, owing to the advantages gained by the transmission of variations of pressure through a fluid. We have here the suggestion of what seem to be the only probable functions of the perilymphatic spaces and the perilymph. The thinness of the wall separating endolymph from perilymph over the tympanal areas is very suggestive of the probability of an osmotic process for the transference of waste products from one to the other — from endolymph to perilymph. As regards the direct communication between the perilymphatic spaces and the lymphatic system[1]), it seems probable that such an arrangement is not only unnecessary for the circulation of the perilymph, but would be prejudicial to the more important mechanical function of conveying vibrations. These would be transmitted with greater efficiency in a restricted system of fluid-containing spaces, than in one whose limits were as indefinite as Hasse and Retzius believed to be the case with the perilymphatic system. I believe the system to be closed and definite. A renewal or purification of the perilymph can probably take place with sufficient rapidity through the thin walls separating peri-

[1]) I have found no cellular elements in the perilymphatic fluid.

lymphatic spaces and the less restricted fluid-containing spaces lying within the cranial cavity.

We may perhaps regard the perilymphatic system as derived from the irregular cavities found in the cavum perilymphaticum of fishes. Two of these cavities acquired special importance in the transmission of vibrations to the endolymph, and gave rise to the spaces I have called the recessus partis neglectae, and the spatium sacculare. By their increase in size they came into close contact with the wall of the auditory capsule, and as I believe, by the slow and gradual action of their pressure, in the course of many generations *they produced a suppression of chondrification over the area of contact. The two apertures thus formed are the foramen perilymphaticum and the fenestra vestibuli.* There is no doubt that the presence of soft parts, such as blood vessels and lymph spaces, may exercise considerable influence over the disposition of skeletal tissue in contact with them. As a recent observation bearing on this point I may quote Gaupp on the skull of R. fusca: "An der Unterfläche der Ohrkapsel findet man . . . . bei Larven dieses Stadiums (29 mm) hin und wieder auch eine Lücke im unteren äusseren Umfang der vorderen Kuppel, entsprechend der Stelle, wo die Vena jugularis interna der Ohrkapsel anliegt." It is not possible to study the development of the chondrocranium without finding instances in which the presence of soft structures, and especially fluid-containing cavities, retards the formation of cartilage. From a retardation of chondrification in ontogeny, to its suppression in the course of phylogeny, is a sequence we can easily imagine. There is then no improbability in the view that the fenestra vestibuli and the foramen perilymphaticum have been produced in consequence of the presence of the spatium sacculare and recessus partis neglectae within the auditory capsule. We have however an argument from analogy having great weight. The formation of the aperture by which the recessus partis basilaris leaves the auditory capsule in the Anura, viz, the foramen perilymphaticum inferius, can scarcely be attributed to any cause other than the inhibitory action of the recessus over its area of contact with the cartilaginous floor of the capsule. There is at least no suggestion of any other cause, and nothing passes

through the aperture except the perilymphatic space. As I have pointed out, the conditions are best shown in the larva of *Pelobates fuscus* (figs. 17—21). It is significant that in the development of the parts in *Rana fusca*, the first portion of the perilymphatic system to appear is the recessus partis basilaris, although this is clearly the most recently acquired space. It appears in ontogeny sometime before the older portions and is at first so situated as to suggest that its actual presence prevents the formation of cartilage over the area that remains unchondrified as the foramen perilymphaticum inferius. Everything in fact points irresistibly to the conclusion that the recessus partis basilaris has been the direct cause of the formation of the foramen perilymphaticum inferius of the Anura. On the other hand the evidence for my view as to the origin of the foramen perilymphaticum (superius) and the fenestra vestibuli is less direct. At the present day the foramina exist before the spaces are developed. This may however be explained by the not improbable assumption that the apertures are old acquirements even in the Urodela and are now developed independently of the perilymphatic spaces which were the original causes of their formation.

Attention must be called to certain other points with regard to the relations between the spaces and the foramina. The foramen perilymphaticum (superius) is not bounded by a membrane, the ductus perilymphaticus passing through it to become the spatium meningeale. On the other hand, the foramen perilymphaticum inferius and the fenestra vestibuli both have membranes more or less coextensive with them in extent. *In the case of the former the membrane is continous with the perichondrium of the outer surface of the chondrocranium. The same is true of the membrane of the fenestra vestibuli* (fig. 36), although here the continuity is less obvious and is more liable to be overlooked. Gaupp [7] says, in speaking of the primary fenestra vestibuli of *Rana fusca* at 14 mm: "Geschlossen ist es zur Zeit durch einen kernreichen Gewebszug, der als unmittelbare Fortsetzung des Basalplattenknorpels erscheint und aussen in den Knorpel am äusseren Bogengange übergeht. Nur in den mittleren Partien, wo sich später das "secundäre Foramen ovale" erhält, ist das Gewebe nicht in den

Knorpel der äusseren Schale selbst, sondern in deren äusseres (unteres) Perichondrium zu verfolgen.“ My own observations on both Urodeles and Anura leave me in no doubt as to the derivation of the membrane of the fenestra vestibuli from the perichondrium of the outer surface of the chondrocranium. It is therefore comparable with the membrane of the foramen perilymphaticum inferius. The tendency of the perilymphatic spaces to extend themselves beyond the foramina may be seen in the formation of the spatium meningeale and the saccus perilymphaticus. In all probability the portions of the perilymphatic system which are found outside the fenestra vestibuli in both Urodela and Anura are illustrations of the same tendency (figs. 5, 23).

In Pelobates and R. fusca we saw that the membrane of the saccus perilymphaticus becomes associated at a certain stage with a structure which had originally no such physiological significance as it then acquires. I should attribute the origin of the operculum (stapes) to a similar ”accident“. It is not within the scope of this paper to discuss in detail the derivation of the operculum, but there are some considerations arising from my theory as to the origin of the fenestra vestibuli which seem to me to have a bearing on the question. Gaupp says in a recent paper [*11*]: ”Das Operculum der Urodelen ist von den meisten Autoren, die sich mit ihm beschäftigt haben, für einen losgelösten Teil der Ohrkapsel angesprochen worden.“ A general agreement however, has not been reached, and many investigators regard the operculum as a derivative of the upper part of the hyoid arch. In the absence of any theory as to the mode of origin of the fenestra vestibuli, the description of the operculum as a separated portion of the wall of the capsule cannot be said to advance our understanding of the problem. Proceeding on the assumption that the fenestra vestibuli has arisen in the manner I have suggested, the operculum may have originated in one of two ways. In the first place, it is possible that it was formed as a chondrification in the central portion of the membrane of the fenestra. Such a strengthening of the membrane in this region might conceivably result in greater physiological efficiency. It is clear that this mode of origin would come nearest to what is

presumably meant by development as a separated part of the capsule. If this view is correct, we should anticipate that the operculum would show no signs of an original connection with skeletal parts lying outside the capsule, that it would develop either internally to the membrane or within its substance, and that its thickness would probably be approximately the same as that of the capsular wall. Now although one or other of these anticipations may be realized in the development of various Amphibia, we find, especially in the lower group, the Urodela, that the facts are opposed to this interpretation. Witebsky [*12*] pointed out that in *Siredon pisciformis* the operculum is at an early stage considerably thicker than the wall of the auditory capsule, and lies on the outside of the membrane of the fenestra. Miss Platt also [*13*] states that in Necturus the operculum does not develop as part of the capsule, but arises external to the membrane of the fenestra, between this and the hyoid cartilage. From this observation she concludes that the operculum may really be part of the hyoid arch. In my own observations on *Siredon pisciformis*, I have found several features in development which cause me to incline strongly to the view that the operculum is derived from a skeletal element which had originally nothing to do with the membrane of the fenestra. I have confirmed the above mentioned observations of Witebsky on Siredon. In this form, at 15 mm, the operculum lies quite outside the membrane and is not even covered by perichondrium on its external face. Its central portion is also continued outwards as an elevation, which appears to be connected with the upper end of the quadrate cartilage by a band of tissue similar to that of which the operculum itself is composed. As I have not definitely occupied myself with a study of the origin of the operculum, I do not wish to lay stress on these observations, except to emphasize the fact that there is need for a renewed investigation of its development in the Urodeles. There are comparatively few observations on these forms, most investigators having drawn their conclusions as to the origin of the operculum from a study of the development in the Anura, or even in higher forms.

The manner in which the fenestra vestibuli may have become associated with an element naturally foreign to the capsule may easily

be conceived. We have an actual example of a similar adaptation, in the formation of the fibrous band connecting saccus perilymphaticus and lung in Pelobates and R. fusca. The band is simply a modification of elements that already had similar connections, for another purpose, before the recessus partis basilaris passed out of the capsule to form the saccus. I should explain in the same way the association of foreign elements with the membrane of the fenestra vestibuli. In the latter case however, we have not a transitory larval connection, but one which has come to persist as a functional arrangement throughout life. The relations of the operculum to the wall of the capsule and other neighbouring parts, receive their simplest explanation by the aid of the theory that it has been derived from a skeletal element which has been gradually obtaining a greater degree of independence and efficiency as a structure connected with the transmission of vibrations to the perilymph. It is even possible that the presence of this foreign element at the point at which the fenestra vestibuli was formed was prejudicial to the functional value of the membrane, and that progress was in the first case in the direction of a modification which would obviate this disadvantage. This can only be a matter of conjecture, but the appearances in Amphibia certainly suggest that the operculum is not a structure which was from the first a part of the auditory capsule, but rather a foreign skeletal structure which required considerable adaptation to fit it for its function as part of the accessory auditory apparatus.[1])

I have now only to discuss the significance of the association of the perilymphatic spaces with the pars inferior of the labyrinth. I have already pointed out the interest attaching to the fact that the ampullae and maculae of the pars superior have no direct relationship with the perilymphatic system. It can scarcely be a coincidence that the pars inferior acquires such a preponderating rôle in the ascending series of the Vertebrata. This is particularly noteworthy in the case of the pars basilaris. In the Urodela the latter structure

---

[1]) A full discussion of the views that have been held as to the origin of the operculum, will be found in the above-quoted paper by Gaupp [*11*], in which also references to the extensive literature of the subject are given.

is of small extent and probably represents an outgrowth of the wall of the lagena. It has however a tympanal area, and does not differ in any essential feature from the pars basilaris of the Anura. In the latter group it is much larger in size, and has acquired greater independence. Its tympanal area is stretched across what must be an extremely rigid frame and there can be no doubt as to the functional efficiency of the arrangement. Gegenbaur[1]), in speaking of the evolution of the cochlea, says: "Jene Ausbildung eines Labyrinthteils gründet sich wohl auf *den qualitativ höheren Wert, welcher schon mit dem frühesten Zustand des Organs darin sich ausspricht, dass eine die Nervendigungen tragende Membran an der Skeletwand des Labyrinths zur Befestigung wie in einem Rahmen gelangte und damit den Schallwellen percipierenden Apparat zu einer viel feineren Einrichtung kommen liess.*" From the context this can only refer to the pars basilaris of the Anura. As I have before pointed out, the "Knorpelrahmen" is not part of the "Skeletwand" of the capsule. Neither is the macula of the pars basilaris situated on the tympanal area, as Gegenbaur implies. Therefore, although I attach great importance to the arrangements for the transmission of vibrations to the pars basilaris, my opinion is based in part on different grounds from those brought forward by Gegenbaur. I believe that the early association with a perilymphatic space, and the development of a rigid skeletal wall serving as a frame to support a thin membrane which separates endolymph and perilymph, are factors that have played no small part in the progressive evolution of the cochlea. These conditions are already found in the Urodela. In the Anura, in addition to an undoubted advance in the structure of the pars basilaris itself, the applied perilymphatic space has obtained an outlet from the auditory capsule, thereby entering on direct relationships with the exterior.

The connection between the lung and the saccus perilymphaticus in the two cases I have described, is evidence of the importance of this part of the perilymphatic system at a certain (larval) period. We may even conjecture that it is due to the favourable start obtained

[1]) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1898. Bd. I. S. 892.

so low down in the scale that the pars basilaris has come to form the most important constituent of the cochlea in the higher Vertebrata. The lagena, less favourably situated with regard to the perilymphatic spaces, has suffered eclipse. As to the pars neglecta, which in both Urodela and Anura, has close relations with the perilymphatic system, its want of success is perhaps due to the situation of its macula on a part of the wall separating sacculus and utriculus — a position much less favourable to independent and progressive evolution than that occupied by the freely projecting pars basilaris.

It may seem that I have attached undue importance to the system treated of in this paper. I believe however that the evidence I have brought forward all tends to enhance the significance of the system, both from the physiological and the morphological points of view. Its function, by virtue of the contained perilymph, as an intermediary between the membranes closing the apertures in the auditory capsule and the sensory areas of the labyrinth, is rendered still more obvious when we recognise that the labyrinth itself possesses diaphragm-like areas, separating perilymph from endolymph. Its inhibitory influence on the process of chondrification of the auditory capsule over certain areas affords us an explanation of morphological features otherwise inexplicable. We can recognise in a general way an interaction between a tendency towards greater physiological efficiency on the one hand, and the inertia of pre-existing structure on the other. At the same time, it seems probable that "accident" has played a part of some importance, giving rise to relationships which have undergone structural adjustment in the interests of function.

V. Summary and Conclusions.

1. The space between the walls of the auditory capsule and the membranous labyrinth in the Amphibia is occupied partly by connective tissue *(perilymphatic tissue)*, and partly by definite, constant, and restricted spaces *(perilymphatic spaces)* containing the perilymph. In the Urodela the spaces are three in number, and are applied to certain areas *(tympanal areas)* of the walls of the sacculus, pars neglecta, and pars basilaris respectively.

2. Of these spaces, the *spatium sacculare* lies chiefly between the membrane of the fenestra vestibuli (ovalis) and the sacculus; the *recessus partis neglectae* lies below the pars neglecta; and the *recessus partis basilaris* below and in front of the pars basilaris. The three are in communication by means of the *ductus perilymphaticus*, which runs through the *foramen perilymphaticum* to join a fourth space, the *spatium meningeale*, lying within the cavum cranii. The system of spaces is closed, and is lined, in part at least, by an endothelium.

3. The greater part of the wall of the membranous labyrinth is thickened by a layer of specialized dense perilymphatic tissue ("Spindelknorpel"). Over the three areas of contact with the perilymphatic system, this layer is absent, *and the perilymph and endolymph are separated by a thin membrane consisting of flattened ectodermal cells of the labyrinth wall and endothelial cells of the perilymphatic spaces.* The membrane in each case is attached at its periphery to more rigid parts of the labyrinth wall, which thus forms a supporting frame ("Knorpelrahmen"). The tympanal area is in each case opposite to a macula acustica. Vibrations of the membrane of the fenestra vestibuli must be transmitted through the perilymph, first of all to the tympanal area of the sacculus, then along the ductus perilymphaticus to the tympanal areas of the pars neglecta and pars basilaris, and are probably lost in the spatium meningeale. The pars superior of the labyrinth has no direct relations with the perilymphatic system.

4. The chief differences between Urodela and Anura as regards the perilymphatic system proceed from the increase in the size and importance of the recessus partis basilaris in the latter group. It acquires an independent aperture to the exterior (the *foramen perilymphaticum inferius*) and passes out to form the *saccus perilymphaticus*, which lies at the anterior end of the fissura metotica (foramen jugulare).

5. The connection between recessus partis basilaris and ductus perilymphaticus is in the Anura drawn out into a short duct, the *ductus reuniens*. In *Pelobates fuscus*, before metamorphosis, this portion lies within the auditory capsule, thus closely resembling the condition

in Urodeles. After metamorphosis it lies within the cavum cranii. The same change in course has no doubt taken place in *Rana fusca* (temporaria) and *Bufo cinereus*, but the process in not repeated in the ontogeny of these forms. The (temporary) *foramen perilymphaticum accessorium* of Gaupp is the necessary result of this alteration in the course of the ductus reuniens. The fusion of this foramen with the anterior end of the fissura metotica has assisted in the forward extension of the latter.

6. The homology of the foramen perilymphaticum with the foramen rotundum of higher Vertebrata has not been proved. The same is true of the foramen perilymphaticum inferius of the Anura. There is little doubt however that the foramen rotundum has been derived from one, or both, of these apertures.

7. In fairly advanced larvae of *Rana fusca* and *Pelobates fuscus*, the membrane forming the ventral boundary of the saccus perilymphaticus is connected with the wall of the tracheal chamber (Rana), or lung of its own side (Pelobates) by a dense strand consisting chiefly of elongated cells. Since the lungs at this stage are probably functional in part as swimbladders, the arrangement may aid in the translation of variations of hydrostatic pressure into terms of sensation. That the function is concerned with the aquatic mode of life is rendered probable by the fact that the strand disappears during metamorphosis.

8. *The progressive evolution of the pars basilaris in the Vertebrate series has probably been partly the result of its early association with the perilymphatic system.* Even within the limits of the Amphibia, its condition in the higher forms is suggestive of much greater functional importance than is the case in the lower. In evidence of this there is also the fact that in the Anura the perilymphatic recessus partis basilaris has acquired direct relationships with the exterior of the skull, thus placing the tympanal area of the pars basilaris in a more favourable position, both for being affected by vibrations, and perhaps also for responding to changes of pressure in the lungs in some larval forms.

9. The observations made in the course of this investigation point to the conclusion *that the origin of the fenestra vestibuli in the Vertebrata may, with some degree of probability, be attributed to the influence of the perilymphatic spatium sacculare* on the process of chondrification over that area of the wall of the capsule with which it was originally in contact. That is to say, the continued pressure of a fluid-containing space has acted first of all by a retardation of chondrification in ontogeny, which in the course of phylogeny has resulted in suppression:

The chief arguments in favour of this theory are: —

a) In the Urodela, two apertures, the foramen perilymphaticum and the fenestra vestibuli, are associated with perilymphatic spaces, to the exclusion of other structures.

b) In the Anura, where the recessus partis basilaris first becomes of large size, it also possesses the monopoly of an aperture in the wall of the capsule. The study of development supports the view that the perilymphatic space has actually caused the formation of the aperture.

c) In the Anura the recessus partis basilaris passes out through the above aperture to become closely applied to the outer perichondrium of the chondrocranium. The spatium sacculare in the same way is applied to the membrane of the fenestra vestibuli, and this membrane represents a part of the outer perichondrium of the auditory capsule.

d) The perilymphatic spaces have been shown to exercise considerable influence over the disposition of skeletal tissue in contact with them, as is seen e.g. in the change of course undergone by the ductus reuniens. In Pelobates larvae at one stage this part can be seen "eating its way" through a bar of cartilage.

e) The presence of structures, such as bloodvessels, is known to retard chondrification over areas in contact with them. Assuming this to have been the first effect of the pressure of the spatium sacculare over the area which is now the fenestra vestibuli, then it is easily conceivable that the more direct relations

with the exterior thus obtained by the membranous labyrinth were advantageous, and that the retardation culminated in suppression.

f) The theory affords us a common explanation for the existence of all the perilymphatic apertures, and for their relations to the spaces.

10. Considerations associated with the above theory as to the origin of the fenestra vestibuli, *support the view that the operculum is a derivative of an element originally foreign to the auditory capsule.*

Cardiff, December 1901.

Bibliography.

1. C. Hasse, Die Lymphbahnen des inneren Ohres der Wirbeltiere. Anat. Studien. XIX. Leipzig 1870.
2. — Ueber den Bau des Gehörorganes von Siredon pisciformis. Anat. Studien. XV. Leipzig 1870.
3. — Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Gehörorganes der Wirbeltiere. Suppl. zu den Anat. Studien. Leipzig 1873.
4. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm 1881.
5. Kuhn, Ueber das häutige Labyrinth der Amphibien. Archiv f. mikr. Anat. 1880. Bd. XVII.
6. Villy, The Development of the Ear and Accessory Organs in the Common Frog. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. 1890. Vol. XXX.
7. Gaupp, E., Beiträge zur Morphologie des Schädels. 1. Primordial-cranium und Kieferbogen von Rana fusca. Morph. Arbeiten, herausgegeben von Schwalbe. 1893. Bd. II.
8. H. M. O'Neil, Hirn und Rückenmarks-Hüllen bei Amphibien. Morph. Arbeit. Bd. VIII. Heft 1.
9. N. Sterzi, Die Rückenmarkshüllen der schwanzlosen Amphibien. Anat. Anz. 1899. Bd. XVI.
10. Deiters, Ueber das innere Gehörorgan der Amphibien. Archiv f. Anat. u. Phys. 1862.
11. Gaupp, E., Ontogenese und Phylogenese des schallleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Ergebnisse der Anat. u. Entwick. Merkel und Bonnet. 1898. Bd. VIII.
12. Witebsky, Zur Entwickelungsgeschichte des schallleitenden Apparates des Axolotl (Siredon pisciformis). Inaug.-Dissert. Berlin 1896.
13. J. B. Platt, The Development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in Necturus. Morph. Jahrbuch. 1898. Bd. XXV.
14. Gaupp, E., Das Chondrocranium von Lacerta agilis. Anat. Hefte (Merkel). Heft 49.
15. Howes, G. B., The Presence of a Tympanum in the Genus Raia. Journal of Anat. and Phys. Vol. XVII.
16. Sagemehl, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. Morph. Jahrbuch. Bd. IX.

Description of Plates.

List of Reference letters. (Capitals are used only for parts of the perilymphatic system.)

a.c anterior vertical semicircular canal.
a.p ampulla of posterior vertical semicircular canal.
au branch of auditory nerve.
b basal wall of auditory capsule.
d.ao aortic arch of one side.
D.P ductus perilymphaticus.
D.R ductus reuniens.
du dura mater.
ep epithelium of roof of pharynx.
F.I foramen perilymphaticum inferius.
F.P foramen perilymphaticum (Urodela).
F.S foramen perilymphaticum superius.
f.m fissura metotica.
h.c horizontal semicircular canal.
lag lagena.
lag.w lagena wall.
lg lung.
mac macula acustica.
med inner wall of auditory capsule.
m.o medulla oblongata.
m.t closing membrane of fenestra vestibuli (foramen ovale).
mus musculus levator scapularis superior.
not notochord.
op operculum (stapes).
par parasphenoid.
p.b pars basilaris.
p.c posterior vertical semicircular canal.
ph pharynx.
pi pia mater.
pig pigment.
p.n pars neglecta.
R.B recessus partis basilaris.
R N recessus partis neglectae.
R. V recessus fenestrae vestibuli.
sac sacculus.
sk "Spindelknorpel" (dense specialized perilymphatic tissue).
S.M spatium meningeale.
s.p sinus utriculi posterior.
S.P saccus perilymphaticus.
S.S spatium sacculare.
s.u.p sinus utriculi superior.
st strand of fibres.
'st' band of fibres in section.
s.w epithelial wall of sacculus.
tr wall of tracheal chamber.
ty tympanal area.
ut utriculus.
ut.w wall of utriculus.

Outlines of all figures drawn with camera lucida.

Fig. 1. Transverse section through auditory capsule of adult Triton taeniatus, in region of foramen perilymphaticum. The ductus perilymphaticus is seen passing through the foramen to join the spatium meningeale (*S. M*). × 25.

Fig. 2. Section slightly posterior to the last, showing the recessus fenestrae vestibuli (*R. V*). The beginning of the ductus is seen passing into the bony lateral canal. × 25.

Fig. 3. More highly magnified view of the ventral region of the capsule in a section just posterior to the last. The ductus is leaving the recessus; its wall is considerably thickened. × 50.

Fig. 4, 5. Transverse sections of Triton taeniatus at 31 mm. Fig. 4 illustrates the pushing out of the membrane of the fenestra vestibuli by the recessus (*R. V*). Fig. 5 is slightly further back, behind the posterior margin of the fenestra, and shows the part of the recessus lying outside the capsule. This figure also illustrates the convoluted course of the ductus perilymphaticus (*D. P*). × 70.

Fig. 6—11.[1]) A series of transverse sections through part of the auditory capsule of young Siredon pisciformis. Figs. 6 and 7 show the recessus partis neglectae (*R. N*), and the ductus (*D. P*), the latter running through the foramen perilymphaticum to join the spatium meningeale (fig. 7, *S. M*). Figs. 8, 9, 10, 11 illustrate the relations between pars basilaris (*p. b*) and recessus partis basilaris (*R. B*). The sections drawn form the series 1, 5, 7, 9, 10, 12; thickness 0,03 mm. × 50.

Fig. 12. Transverse section of auditory capsule of the same specimen as last sections, but on the opposite side. The very large empty space within the capsule on the right is partly spatium sacculare, but is also due in part to the effect of reagents. × 25.

Fig. 13. Section through pars neglecta of adult Triton taeniatus, to show thinness of wall separating endolymphatic (*p. n*) and perilymphatic (*R. N*) spaces in this region (tympanal area). *au* is the branch of the auditory nerve which supplies the macula (*mac*) of the pars neglecta. × 300.

Fig. 13′. Section through pars basilaris of Salamandra maculosa (adult), to show tympanal area (in section-*ty*) and the frame of specialized perilymphatic tissue (*sk*). × 250.

Fig. 14. Section through pars basilaris of Rana fusca (R. temporaria) larva (17 mm) to show the tympanal area (*ty*). The wall of the pars basilaris is elsewhere greatly thickened by "Spindelknorpel", which forms a frame ("Knorpelrahmen") for the membrane separating perilymph and endolymph. (The membrane is seen partly in surface view.) × 300.

Fig. 15—21. From transverse sections of Pelobates fuscus larva (44 mm long). Fig. 15 shows the ductus perilymphaticus passing inwards and down-

---

[1]) Fig. 9 of this series has been lost in transmission and is therefore omitted from Plate XI.

wards, below the pars neglecta and above the pars basilaris. (× 25). Figs. 16—21 (× 50) illustrate the connection between ductus perilymphaticus and recessus partis basilaris, showing also the foramen perilymphaticum inferius (figs. 18, 19, 20). In fig. 19 the ductus reuniens is seen half way between the auditory capsule and the cavum cranii, surrounded by cartilage. Fig. 21 shows the fibrous strand connecting lung and saccus perilymphaticus (*st*). The sections form a series 1, 2, 4, 7, 9, 10, 15; thickness 0,03 mm.

Fig. 22. Transverse section through auditory capsule of metamorphosed Pelobates fuscus (40 mm long), showing ductus reuniens within cranial cavity (cf. figs. 17—20). × 50.

Fig. 23. Transverse section through auditory capsule of adult Rana temporaria. to show spatium sacculare applied to the tympanal area of the sacculus.

Fig. 24. Transverse section of auditory capsule of Rana fusca larva (21 mm), showing recessus partis basilaris at an early stage. × 50.

Figs. 25—28. Transverse sections of Rana fusca during metamorphosis (length 37 mm). In fig. 26 the ductus reuniens is seen to run in a groove indicative of its secondary inclusion within the cranial cavity. Fig. 27 shows the foramen perilymphaticum accessorium, opening from the saccus perilymphaticus into the cavum cranii. Cf. fig. 20, of Pelobates; by the absorption of the bar of cartilage on the left of *D. R*, a condition similar to that seen in fig. 27, would be attained. Fig. 27 shows also the fibrous strand running from saccus perilymphaticus to tracheal chamber (*st*). (Series 1, 6, 10, 14. Thickness 0,02 mm.) × 50.

Fig. 29—35. Transverse sections of auditory capsule of larva of Bufo cinereus (20 mm). Figs. 31 and 32 show connection between recessus partis basilaris and ductus perilymphaticus. Fig. 35 shows the anterior end of the fissura metotica. (Series 1, 4, 6, 8, 11, 12, 13. Thickness 0,02 mm.) × 50.

Fig. 36. From transverse section of young Siredon pisciformis Section passing through fenestra vestibuli, to show continuity of the membrane with the perichondrium. × 70.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Berlin.)

Das Löwengehirn.

Von

Ernst Hammer.

(Mit Tafel XIV, XV und 21 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Die Furchen und Windungen sind in der vergleichenden Anatomie des Säugetiergehirnes wegen ihres einfachen Verhaltens am meisten bei den Carnivoren untersucht worden. Dabei sind von verschiedenen Seiten Varietäten der Gehirnfurchen nachgewiesen worden, so dass es wünschenswert erscheint, von den einzelnen Arten möglichst viele genaue Beschreibungen zu gewinnen und daraus die normalen Typen zu construieren. Von den am leichtesten zugänglichen Carnivorengehirnen, Hund und Katze, existieren zahlreiche Beschreibungen; dagegen sind wegen der Seltenheit der Objecte von den wilden Tieren nur wenige Exemplare und diese auch nur unvollständig zur Untersuchung gelangt. Dies wird es rechtfertigen, wenn ich das casuistische Material durch die Beschreibung des Löwengehirnes zu vermehren versuche, um so mehr, als gerade das Gehirn von Felis leo kaum ein einziges Mal auch nur in annähernd erschöpfender Weise behandelt worden ist.

Das zur Untersuchung verwendete Material stammt von einem Löwen, einer Löwin und einem neugeborenen Löwen, welche von dem Director des Berliner Zoologischen Gartens, Herrn Dr. Heck, in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt wurden.

Der männliche Kaplöwe wurde als bereits ausgewachsenes Exemplar importiert und hat alsdann noch lange Jahre im hiesigen Zoologischen Garten gelebt. Er wog trotz starker Abmagerung 3 Centner. Die Löwin stammt aus dem Wahehegebiet (Geschenk des Herrn von Wissmann); sie war ziemlich jung, sehr gut genährt und ist nicht an einer Krankheit, sondern bei einem Brande zu Grunde gegangen. Auch diese wog 3 Centner. Der neugeborene Löwe schliesslich war ein Bastard von Somali-Löwin und ostafrikanischem Löwen.

Die Gehirne wurden von Herrn Dr. Kopsch herausgenommen und in 10 % Formol gehärtet, nachdem vorher die Dura mater entfernt worden war. Zur eingehenderen Untersuchung wurde nach der Härtung die Pia mater abgezogen.

Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich Herrn Privatdocent Dr. med. Kopsch, dem ich hierfür sowie für die Ueberlassung des Materials und die freundliche Unterstützung mit Rat und That bei dieser Arbeit meinen herzlichsten Dank ausspreche.

II. Descriptiver Teil.

A) Beschreibung zweier erwachsener Gehirne.

1. Grosshirnhemisphären.

a) parieto-temporale und frontale Fläche.

α. Sulci.

Um häufige Wiederholungen zu vermeiden, sollen in der Beschreibung männliches und weibliches Gehirn zusammen, das Gehirn des neugeborenen Löwen jedoch für sich betrachtet werden.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung treten die beiden Hauptfurchen, die Fissura Sylvii und die Fissura cruciata, ganz besonders hervor, erstere an bekannter Stelle, letztere im Gebiet des Stirnlappens gelegen, von der Hemisphärenkante rechtwinklig in die oberste Bogenwindung tief einschneidend und in ähnlicher Weise in die Augen fallend, wie z. B. die Fissura parieto-occipitalis der höheren Säugetiere.

Die Sulci und Gyri der parieto-temporalen und frontalen Oberfläche des Gehirnes kann man im Interesse der Beschreibung auf ein einfaches Schema zurückführen, durch welches die Beschreibung und das Verständnis eine wesentliche Erleichterung und Vereinfachung erfährt. Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, dass eine solche Betrachtungsweise lediglich praktischen Zwecken dient und einstweilen keinen Anspruch auf morphologische Bedeutung erheben kann.

Freilich drängt sich bei mechanischer Auffassung der Faltenbildung der Hemisphären und angesichts der Thatsache, dass die Sylvische Furche, die ja auch in der Ontogenie so früh erscheint, als relativ fester Punkt der Grosshirnoberfläche betrachtet werden kann. die Vorstellung auf, dass die Bildung hufeisenförmiger, in bestimmtem Lageverhältnis zur Sylvischen Furche gelegener Sulci und Gyri ein primitives und mechanisch leicht zu erklärendes Verhalten der Grosshirnrinde bei ihrer Faltung darstellt, aus welchem compliciertere Zustände abgeleitet werden könnten. Wie dem auch sei, soll hier nochmals betont werden, dass die folgende, schematische Betrachtungsweise lediglich im Interesse der Darstellung gewählt worden ist.

Die Grosshirnoberfläche zeigt drei concentrisch um die Fissura Sylvii verlaufende Bogenfurchen und vier den letzteren und der Fissura Sylvii entsprechende Bogenwindungen.

Pansch [*20*] hat diesen einfachen Typus (des Carnivorengehirnes überhaupt) zuerst erkannt. Er bedient sich für jede der drei Bogenfurchen, entgegen der bisher üblichen Bezeichnungsweise, *eines* deutschen Namens, was jedoch, wie Rink [*22*] bemerkt, insofern seine Nachteile hat, als oft mehrere, vollständig differente Furchen unter einen Namen gebracht sind (s. Tabelle).

Den Bogentypus der Windungen hat bereits Leuret [*15*] erkannt, welcher an der äusseren Oberfläche des Carnivorengehirnes vier Ur- oder Fundamentalwindungen (s. Tabelle) unterscheidet und beschreibt.

Die Fissura Sylvii entspringt am Vereinigungspunkte der Fissura rhinalis und Fissura rhinalis posterior, ist gut ausgeprägt, steigt aufwärts und mässig nach rückwärts und endet oben in verschiedener Weise.

Am einfachsten ist das Verhalten auf der linken weiblichen und linken und rechten männlichen Hemisphäre; auf diesen endet sie mit einer einfachen Gabel, deren hinterer Ast in der Verlängerung der Sylvischen Furche weiter verläuft, während der vordere schräg nach oben und vorn ansteigt und mit der Fissura anterior (Krueg) in Verbindung steht.

Eine weitere Complication tritt auf der linken männlichen Hemisphäre dadurch ein, dass der hintere Gabelast wiederum mit einer kleinen Gabel endet.

Die Fissura Sylvii wird von der ersten Leuretschen Urwindung umgeben, welche sich aus einem vorderen und hinteren Schenkel zusammensetzt.

Diese Windung wird rostral von der Fissura anterior (Krueg), caudal von der Fissura postica (Krueg) begrenzt.

Diese beiden Furchen bilden bei der Gruppe der Caniden eine einheitliche, bogenförmig verlaufende Furche (Fissura ectosylvia autorum).

Indem nun beim Löwen, wie bei der Mehrzahl der Feliden, das oberhalb des oberen Endes der Fissurae anterior und postica (Fissura ectosylvia autorum) vorhandene (Verbindungs-) Stück fehlt, gehen erste und zweite Leuretsche Urwindung durch die für die Felidengehirne

typische Uebergangs- oder Ergänzungswindung (circonvolution supplémentaire Leuret, Gyrus felinus Meynert), welche auf allen vier Hemisphären des Löwengehirnes vorhanden ist (auch an dem Gehirn des neugeborenen Löwen), ineinander über und entstehen die beiden Fissurae anterior und postica der Feliden.

Die Fissura postica ist gut ausgebildet, verläuft bogenförmig, dabei in ihrem unteren Teile parallel zur Sylvischen Furche derart, dass der Schläfenlappen in zwei einander parallel verlaufende Gyri geteilt wird. Das obere und untere Ende kann mit einer schwachen Gabel enden.

Auf der rechten weiblichen Hemisphäre ist die Gabelung der Enden am deutlichsten. Mehrere kurze Furchen schneiden in die darüber liegende Windung ein. Ein abweichendes Verhalten zeigt das obere Ende dieser Furche auf der rechten männlichen Hemisphäre, wo sie in drei Ausläufer auseinander läuft (vergl. Taf. XIV. Fig. 3).

Die Fissura anterior verläuft bogenförmig, mit der Convexität der Sylvischen Furche zugewendet. Auf der rechten weiblichen und rechten männlichen Hemisphäre des Gehirnes tritt an Stelle der Bogengestalt eine winklige Knickung dieser Fissur auf, derart, dass die Spitze dieses Winkels dem vorderen, tief einschneidenden Gabelaste der Sylvischen Furche entspricht. Der obere Schenkel dieses Winkels verhält sich verschieden. Er verläuft senkrecht nach oben (rechte weibliche Hemisphäre), etwas nach vorn umgebogen (linke weibliche Hemisphäre) und etwas nach hinten (linke und rechte männliche Hemisphäre). Der untere Schenkel verläuft nicht genau horizontal, sondern etwas nach unten.

Das vordere Ende der Fissura anterior läuft auf der linken männlichen Hemisphäre und linken weiblichen ungegabelt aus, während es auf der rechten männlichen und weiblichen Hemisphäre mit einer kräftigen Gabel endet. — Diese beiden Gabelenden, welche miteinander einen stumpfen, auf der rechten männlichen Hemisphäre einen rechten Winkel bilden, bezeichnet Krueg [*14*] als Fissura diagonalis, welche nach ihm den Feliden nie fehlt. Ein wenig unterhalb des Scheitelpunktes der beiden Schenkel der Fissura anterior giebt diese eine flache Furche ab, welche abwärts in der Richtung zur Fissura praesylvia verläuft, diese jedoch nicht erreicht.

Die Fissura suprasylvia, als Ganzes betrachtet, ist von hufeisenförmiger Gestalt; sie begrenzt nach vorn, oben und hinten den eben geschilderten Bezirk, welcher umfasst: Fissura Sylvii, erste und zweite Urwindung, die Fissura anterior und postica.

An der Fissura suprasylvia sind rein descriptiv drei Abschnitte zu unterscheiden:

I. Pars anterior;
II. Pars media;
III. Pars posterior.

Die Pars anterior bildet einen kurzen vorderen Schenkel, der mit seinem unteren Ende nach vorn umgebogen ist. Sie verläuft also im grossen und ganzen parallel zu der Fissura anterior und zeigt in Bezug auf bogenförmigen Verlauf und winklige Knickung dieselben Verhältnisse; nur ist sie kürzer als die Fissura anterior. Auf der rechten männlichen und linken weiblichen Hemisphäre findet sich an der vorderen Krümmung der dritten Bogenwindung eine Furche, welche von der Fissura suprasylvia median und vorwärts verläuft. Auf den beiden anderen Hemisphären ist diese Furche nur sehr schwach ausgeprägt.

Die Pars media verläuft nahezu parallel dem medialen Hemisphärenrande. Besonders deutlich ist dieser parallele Verlauf auf der linken weiblichen und rechten männlichen Hemisphäre. Auf der rechten weiblichen und linken männlichen Hemisphäre ist ein Teil der Pars media etwas nach abwärts eingebogen.

Die Pars posterior (Fissura suprasylvia posterior autorum) verläuft leicht wellig abwärts über die Schläfenkante hinweg und endet an der unteren Gehirnfläche. Von der Stelle aus, wo die Pars media in die Pars posterior umbiegt, verbindet mit Ausnahme der linken männlichen Hemisphäre eine die dritte Bogenwindung durchschneidende Furche die beiden Fissurae suprasylvia und medilateralis.

Die Fissura suprasylvia giebt rechts in ihrem hinteren, links in ihrem mittleren Teile einige kleine Nebenfurchen ab, die nur unbedeutend in die benachbarten Gyri einschneiden. Die dorsal von der Fissura suprasylvia gelegene dritte Bogenwindung ist mit der vierten durch verschiedene Uebergangswindungen im Sinne von Leuret und Meynert verbunden. Diejenige Furche, welche die dritte Bogenwindung

medianwärts begrenzt, ist die Fissura lateralis (Owen). Diese verläuft nicht genau parallel der medialen Kante der Hemisphäre, sondern etwas gekrümmt, so dass die Convexität des Bogens medianwärts, die Concavität lateralwärts, d. h. der Sylvischen Furche zugekehrt ist. Dadurch ist das vordere und hintere Ende dieser Furche weiter von der Hemisphärenkante entfernt.

Das vordere Ende der Fissura lateralis läuft in eine Gabel aus, deren beide Aeste beinahe unter rechtem Winkel von dem Stamme der Furche abgehen. Diese beiden Aeste zusammen werden in der Litteratur als Fissura ansata bezeichnet. Der eine der Aeste verläuft schräg nach medial und vorn, der andere nach lateral und etwas nach hinten. Die Fissura lateralis giebt während ihres ganzen Verlaufes bald mehr bald minder entwickelte Nebenfurchen ab, welche in die benachbarten Gyri mehr oder weniger einschneiden (vergl. Taf. XIV. u. XV. Fig. 1 u. 11).

Eine etwas grössere Ausdehnung erreicht eine dieser Nebenfurchen auf der rechten weiblichen und linken männlichen Hemisphäre. Dagegen ist das hintere Ende der Fissura lateralis auf der rechten männlichen Hemisphäre gegabelt.

Parallel der hinteren Kante des Occipitallappens verläuft in geringer Entfernung die Fissura medilateralis, welche nach Krueg den Feliden niemals fehlt und öfter mit der Fissura lateralis verbunden ist. An den vier Hemisphären der beiden vorliegenden Gehirne sind die beiden Furchen voneinander getrennt und zwar laufen das hintere Ende der Fissura lateralis und das vordere Ende der Fissura medilateralis sogar eine Strecke parallel, mit Ausnahme der rechten männlichen Hemisphäre, an welcher, wie weiter unten geschildert wird, die Fissura medilateralis ein ganz abweichendes Verhalten zeigt. Durch die eben erwähnte Trennung der beiden Furchen kommt es zu einer weiteren nach Leuret [*15*] für das Felidengehirn typischen, jedoch variierenden „circonvolution supplémentaire“. Das untere Ende der Fissura medilateralis bietet an den vier vorliegenden Hemisphären grosse Verschiedenheiten dar.

Das einfachste Verhalten finden wir auf der linken männlichen Hemisphäre, woselbst sie gegabelt aufhört; etwas complicierter ist das

Verhalten auf der linken weiblichen Hemisphäre, wo das Ende der Fissur sich in zwei Aeste teilt, von denen der eine sich wiederum gabelt. Dadurch erhält dieses ganze hintere Ende die Form eines H, von welcher dann das Bild der rechten weiblichen Hemisphäre sich ableiten lässt. Die Fissura medilateralis der rechten männlichen Hemisphäre erfordert eine besondere Darstellung wegen des völlig abweichenden Bildes, welches man ohne Kenntnis des gewöhnlichen Verhaltens dieser Furche nicht ableiten könnte. Hier ist die Fissura medilateralis durch zwei Uebergangswindungen in drei Teile geteilt, einen oberen, mittleren und einen unteren.

Der obere verläuft quer (s. Taf. XIV. Fig. 3), der mittlere steht in Verbindung mit derjenigen Furche, welche aus dem Winkel, gebildet von der Pars media und posterior der Fissura suprasylvia, hervorgeht, und der untere ist annähernd horizontal, direct parallel dem entsprechenden Rande des Occipitallappens gelegen.

Ich gehe jetzt über zur Schilderung der Furchen im Stirnlappen. In dieser Region zieht die Betrachtung in erster Linie die tiefe, quer verlaufende Fissura cruciata auf sich, welche über die Hemisphärenkante herüber sich auf die mediale Fläche der Hemisphäre fortsetzt. Die Fissura cruciata wird von der Fissura coronalis umkreist. Letztere steht nicht in Verbindung mit der Fissura ansata. Durch die Fissura cruciata und coronalis wird ein hufeisenförmiger Gyrus (sigmoideus Flower [*8*]) begrenzt, dessen vorderer Schenkel in den schnabelförmig am Stirnlappen nach vorn vorspringenden Gyrus praesylvius übergeht.

Im hinteren Teile des erstgenannten Gyrus verläuft im leichten Bogen und im wesentlichen parallel zur Fissura ansata die kurze Fissura postcruciata. Letztere Furche ist, entsprechend der bedeutenderen Grösse des männlichen Gehirnes, auf diesem stärker entwickelt.

β. Gyri.

Bisher wurden nur die vier Leuretschen Urwindungen der äusseren convexen Fläche beiläufig berücksichtigt; in dem folgenden Abschnitt sollen diese daher noch einmal näher ins Auge gefasst werden, und zwar werde ich mich betreffs der Nomenclatur an Langley [*14*a] und Ellenberger und Baum [*3* u. *4*] halten, welche die jetzt gebräuchliche

Einteilung der Gyri mit der Beschreibung des Hundegehirnes in die Wege leiteten, und welcher Flatau und Jacobson [*4*a] in ihrem zusammenfassenden Werke gefolgt sind.

Die Enden sämtlicher vier äusserer Bogenwindungen confluieren vorn und hinten. Die Windungen, welche durch ihre Vereinigung gebildet werden, nenne ich, wie Langley [*14*a], Gyrus compositus anterior et posterior.

Die erste unterste Bogenwindung zieht um die Fissura Sylvii herum und liegt zwischen dieser und den Fissurae anterior et postica. Sie wird wegen ihrer Lage als Gyrus Sylviacus (Pansch) bezeichnet, und zwar heisst der rostral von der Fissura Sylvii gelegene Teil Gyrus Sylviacus anterior, der caudal von ihr gelegene Gyrus Sylviacus posterior.

Die zweite Bogenwindung, Gyrus ectosylvius, ist zwischen den Fissurae anterior et postica einerseits und der Fissura suprasylvia andererseits gelegen. Der Teil rostral von der Fissura anterior mag als Gyrus ectosylvius anterior, der caudal von der Fissura postica als Gyrus ectosylvius posterior und derjenige, welcher den kleinen Raum oberhalb der oberen Enden der Fissurae anterior et postica einnimmt, als Gyrus ectosylvius medius bezeichnet werden.

Die Verbindung des Gyrus Sylviacus mit dem Gyrus ectosylvius hat bereits bei der Beschreibung der diesen Windungen entsprechenden Furchen Berücksichtigung gefunden.

Die dritte Bogenwindung, Gyrus suprasylvius, ist zwischen der Fissura suprasylvia und den Fissurae coronalis, lateralis und medilateralis gelegen.

Der vordere Abschnitt, also derjenige zwischen Fissura coronalis und der Pars anterior Fissurae suprasylviae, wäre als Gyrus suprasylvius anterior s. coronalis, der mittlere, zwischen Pars media Fissurae suprasylviae und Fissura lateralis, als Gyrus suprasylvius medius angesehen. Dieser mittlere Abschnitt ist deutlich abgegrenzt durch die Furche, welche die Fissura suprasylvia mit der Fissura medilateralis verbindet. Als Gyrus suprasylvius posterior endlich kann dasjenige Stück der dritten Bogenwindung angesprochen werden, welches medial von dem oberen Teile der Pars posterior Fissurae suprasylviae entlang zieht.

Die dritte Bogenwindung ist mit der vierten, abgesehen von den

vorderen und hinteren Enden, an folgenden Stellen durch Uebergangswindungen vereinigt:

a) bei beiden Gehirnen

1. zwischen Fissura coronalis und ansata,
2. zwischen Fissura lateralis und medilateralis;

b) auf der rechten weiblichen Hemisphäre zwischen Fissura medilateralis und deren hinten abgezweigtem H förmigen Teil und auf der rechten männlichen Hemisphäre zwischen oberem und mittlerem und letzterem und unterem Teile der Fissura medilateralis.

Die vierte Bogenwindung, Gyrus marginalis, ist die breiteste, da sie auf die mediale Gehirnfläche übergeht. Betrachten wir zunächst nur denjenigen Teil, welcher der äusseren Oberfläche angehört. Es ist bereits an anderer Stelle erwähnt worden, dass der vordere Teil der vierten Fundamentalwindung von Flower [8] mit dem Namen Gyrus sigmoideus belegt wurde. An diesem Gyrus sigmoideus können wiederum zwei Regionen unterschieden werden, eine rostral von der Fissura cruciata und eine caudal von ihr gelegene. Die erstere soll als Pars anterior Gyri sigmoidei von der letzteren, Pars posterior Gyri sigmoidei, unterschieden werden.

Die laterale Begrenzung des Gyrus sigmoideus bildet die Fissura coronalis. Der Teil der vierten Bogenwindung, welcher vorn durch den nach oben gerichteten Schenkel der Fissura ansata, hinten durch das vordere Ende der Fissura medilateralis begrenzt wird, also derjenige Teil dieses Gyrus, welcher die mediale obere Kante der Grosshirnhemisphäre bildet, mag als Gyrus lateralis bezeichnet werden.

Denjenigen Teil der vierten Bogenwindung, welcher parallel der Fissura medilateralis gelegen ist, möchte ich Gyrus medilateralis nennen.

b) orbitale Fläche (Sulci et Gyri).

Wir beginnen mit dem Tractus olfactorius. Der Bulbus olfactorius wurde nicht mit herausgenommen, da bei der Herausnahme des Gehirnes die Schädelknochen nicht verletzt werden sollten.

Die obere Grenze des Tractus olfactorius wird von der Fissura rhinalis gebildet, welche, nach hinten die laterale Begrenzung des Lobus piriformis bildend, sich weiter fortsetzt in die Fissura rhinalis posterior.

Die Fissura rhinalis posterior ist seicht, zieht caudalwärts am lateralen Rande des Lobus piriformis entlang und endet mit einer tiefen Gabel. In ihrem Verlaufe giebt sie einige mehr oder minder entwickelte Nebenfurchen ab, welche in dem Gyrus compositus posterior gelegen sind.

Pansch [*20*] bezeichnet die Fissura rhinalis und rhinalis posterior als Grenzfurchen, und zwar erstere als Grenzfurche des Lobus olfactorius, letztere als Grenzfurche des Lobus hippocampi. Krueg [*14*] spricht gleichfalls beide Fissuren als Grenzfurchen an und hebt besonders hervor, dass sie geradezu Scheidewände zwischen histologisch sehr differenten Gebilden darstellen.

Ueber dem vorderen Teile der Fissura rhinalis findet sich eine Windung, welche, an der Basis der Fissura rhinalis schmal beginnend. allmählich breiter werdend, nach oben im Bogen aufsteigt und dabei den vorderen Teil der Grosshirnhemisphäre darstellt. Diese Windung, welche auf der orbitalen Fläche durch die Fissura praesylvia, auf der medialen Fläche des Gehirns durch die Fissura genualis begrenzt wird, ist der Gyrus praesylvius.

Zwischen dieser Windung und dem Tractus olfactorius verläuft die schon erwähnte Fissura rhinalis; aus ihr geht nach vorn die sehr tiefe Fissura olfactoria [Krueg] hervor, welche jedoch erst dann sichtbar wird, wenn man den Tractus olfactorius abhebt, denn in ihr liegt der vordere Teil des Tractus olfactorius.

Die Fissura praesylvia [Fissura supraorbitalis Flower] steht mit der Fissura rhinalis in Verbindung, läuft anfangs eine ganz kurze Strecke der letzteren parallel, steigt, an Tiefe zunehmend, in einem nach vorn convexen Bogen nach oben auf und endet vor der Fissura cruciata in der Windung, welche einen Teil des Gyrus sigmoideus bildet.

c) *mediale Fläche des Gehirnes (Sulci et Gyri).*

Da die mediale Fläche des Grosshirnes zu Gesicht gebracht wird durch einen Medianschnitt des Gehirnes, so sollen hier nicht allein die Sulci und Gyri der medialen Fläche des Gehirnes, sondern alle die-

jenigen Gebilde erörtert werden, welche bei Betrachtung eines Medianschnittes in die Erscheinung treten.

Betrachten wir zunächst die Sulci und Gyri der Grosshirnoberfläche, so haben wir, um an schon Bekanntes anzuknüpfen, zunächst den auf die mediale Hemisphärenfläche übergreifenden Teil der Fissura cruciata.

Dieser Teil verläuft annähernd parallel dem Balken und hört ungefähr in der Höhe des vorderen Drittels desselben auf. In dem vor der Fissura cruciata gelegenen Teile der medialen Hemisphärenwand ist ausser mehreren seichten Rinnen eine tiefere T-förmige Furche gut ausgeprägt. Der horizontale Schenkel dieses T's liegt unten und horizontal, während der verticale ziemlich genau senkrecht nach oben steigt. Diese T-förmige Fissur repräsentiert wahrscheinlich die Fissura genualis autorum. Auf der rechten weiblichen Hemisphäre sind die Schenkel des T von einander getrennt. Der an der Kante des Stirnlappens gelegene, nach hinten von der Fissura genualis begrenzte Gyrus ist der bereits erwähnte Gyrus praesylvius. In demselben treten (s. Taf. XV. Fig. 5 u. 10) kleinere, seichtere Furchen auf. Der zwischen Genu corporis callosi und der Fissura genualis gelegene Gyrus ist der Gyrus genualis. In diesem findet sich auf der linken männlichen Hemisphäre eine mehr oder weniger flache Furche, die dem senkrechten Schenkel des T parallel verläuft. In dem hinter der Fissura cruciata gelegenen Teile der medialen Fläche der Grosshirnhemisphäre verlaufen zwei grosse Furchen, die Fissura splenialis, näher dem Balken zu gelegen, und die Fissura suprasplenialis, näher dem oberen medialen Hemisphärenrande zu gelegen. Beide Furchen greifen über auf die dem Kleinhirn zugewandte Hemisphärenfläche.

Die Fissura splenialis steht nicht, wie bei den Caniden, mit der Fissura cruciata in Verbindung; sie verläuft schräg nach vorn und oben derart, dass ihr vorderes Stück dem hinteren Ende der Fissura cruciata parallel gelegen ist, erreicht aber nicht die Hemisphärenkante, mit Ausnahme der linken weiblichen Hemisphäre. Die Fissura splenialis giebt auf der rechten männlichen Hemisphäre in ihrem vorderen Teile eine Furche ab, welche in die Hemisphärenkante einschneidet und sich auf die äussere Oberfläche des Grosshirnes fortsetzt.

Ellenberger und Baum [*3* u. *4*] nennen dieselbe beim Hundegehirn Fissura cruciata minor. Auf der linken männlichen Hemisphäre fehlt die Verbindung dieser Furche mit der Fissura splenialis, desgleichen auf der rechten weiblichen Hemisphäre, wo sie in der vierten (obersten) Bogenwindung verläuft, ohne in die Hemisphärenkante einzuschneiden.

Die Fissura splenialis geht nach hinten auf die dem Kleinhirn zugewandte Fläche des Occipitallappens über und verläuft dort, in horizontale Richtung umbiegend, seitwärts bis in die Nähe der Hemisphärenkante.

Parallel der Fissura splenialis ist in dem mittleren bez. hinteren Teile der vierten (obersten) Bogenwindung die Fissura suprasplenialis gelegen. Ihr vorderes Ende liegt etwas hinter der Mitte des Balkens, ihr hinteres Ende ist bei beiden Gehirnen verschieden. Auf beiden Hemisphären des männlichen Gehirnes verläuft es parallel der Kante des Occipitallappens, seitwärts auf der dem Kleinhirn zugewandten Fläche beinahe bis zur seitlichen Kante des Occipitallappens. Beim weiblichen Gehirn ist die Fissura suprasplenalis auf der dem Kleinhirn zugekehrten Fläche von bedeutend geringerer Ausdehnung. Zwischen Fissura splenialis und suprasplenialis findet sich der Gyrus splenialis. In diesem Gyrus und zwar in dem Teile, welcher der dem Kleinhirn zugewandten Fläche des Grosshirnes angehört, verläuft die Fissura postsplenialis. Diese verhält sich auf beiden Gehirnen nicht gleich. Auf der rechten männlichen Hemisphäre stellt sie nur eine flache Furche dar, welche parallel dem hinteren Teile der Fissura splenialis gelegen ist. Auf der correspondierenden Hemisphäre des Gehirnes bildet sie eine kurze Querfurche zwischen dem horizontalen Endteil der Fissura splenialis und dem hinteren Ende der Fissura suprasplenialis.

Bei weitem besser ausgebildet und leichter erkennbar ist die Fissura postsplenialis auf dem weiblichen Gehirn.

Zwischen dem horizontalen Endteile der Fissura splenialis und dem hinteren Ende der Fissura rhinalis posterior verläuft auf beiden Gehirnen eine Furche von mässiger Tiefe in den Gyrus compositus posterior hinein, die jedoch bei den Autoren keine Berücksichtigung fand.

Das Corpus callosum verläuft im wesentlichen horizontal. Sonst

ist an ihm nur hervorzuheben, dass das Splenium bedeutend stärker entwickelt ist als das Genu. Der darunter liegende Fornix hebt sich durch seine weisse Farbe ausserordentlich deutlich ab.

Das Splenium wird von dem nach unten seitlich und vorn umbiegenden, sich verschmälernden Teile der fünften (inneren) Windung (circonvolution interne Leuret [*15*]) umfasst. Zwischen dem nach vorn sichtbaren Ende dieser Windung und der unteren Fläche des Splenium und des Balkens findet sich noch eine kleine Windung, welche, hinten schmal beginnend, nach vorn breiter wird und etwa ein Viertel des Balkens einnimmt. Die Seitenwand des dritten Ventrikels ist bedeutend höher als lang. Die Commissura media s. mollis ist von ganz besonderer Ausdehnung und nimmt fast die ganze Seitenwand des Ventrikels ein. Nach unten ist sie durch eine tiefe Rinne, Sulcus Monroi, von der Pars subthalamica abgegrenzt, nach oben nur durch eine ganz seichte Rinne. Ueber dieser befindet sich eine zweite, welche besonders nach hinten die deutlich weisse Stria medullaris von der Seitenwand des Ventrikels absetzt. Die Commissura anterior, von nicht so weisser Farbe wie der Fornix, liegt in der sehr breiten Lamina terminalis und ist von elliptischer Gestalt. Die Commissura posterior ist gut entwickelt, von halbmondförmiger Gestalt und ragt mit ihrer convexen Fläche frei ein wenig in die Ventrikelhöhle hinein. Ueber derselben sieht man den Recessus suprapinealis, welcher durch zwei gutentwickelte Lippen begrenzt wird.

Der Aquaeductus Sylvii ist aussergewöhnlich weit und besitzt besonders gegen den vierten Ventrikel hin eine trichterförmige Erweiterung.

Die Lamina quadrigemina ist von beträchtlicher Dicke, erstreckt sich weit seitlich und trägt auf ihrer dorsalen Fläche jederseits nur eine olivenförmige Erhabenheit, so dass man eigentlich von einem Corpus quadrigeminum nicht sprechen kann. Der Lauf des Aquaeductus ist horizontal; das hintere Ende seiner Decke ist aufwärts gebogen und biegt dann mit einem scharfen Knick in das Velum medullare anterius um. Der vierte Ventrikel ist sehr lang; der Boden stellt eine leicht wellig verlaufende Fläche dar. Das Fastigium ist nicht sehr weit von der Bodenfläche entfernt. Die unteren Teile des

Wurmes, besonders die rostralen, sind sehr entwickelt und springen wulstig gegen den Boden des vierten Ventrikels vor. Hierdurch erhält das Velum medullare anterius einen anfangs steil abfallenden, nachher mehr horizontalen Verlauf. Aehnlich, aber nicht so ausgeprägt, verhalten sich das Velum medullare posticum und die übrigen Teile der Membrana tectoria ventriculi quarti.

Die Nische des Fastigium wird von einem gut entwickelten Plexus chorioideus eingenommen. Die Spitze des Fastigium ist ein klein wenig nach hinten umgebogen.

d) basale Fläche.

Das Charakteristische und besonders in die Augen Fallende ist der stark ausgebildete Uncus, welcher in der vergleichenden Anatomie Gyrus oder Lobus piriformis, uncinatus hippocampi genannt ist.

Die laterale Begrenzung desselben wird durch die Fissura rhinalis gebildet. Von anderen Gebilden an der Basis des Gehirnes sei zunächst der sehr breite Tractus olfactorius hervorgehoben. Es treten ferner der starke Nervus trigeminus, der Nervus oculomotorius und der Nervus abduceus, welcher mit einer Reihe von Wurzelfäden entspringt, in die Erscheinung. Die rostralsten Wurzelfäden des Nervus accessorius kommen in Höhe der rostralsten Fäden des Cervicalnerven zum Vorschein. An dem männlichen Gehirn ist die Hypophyse erhalten.

2. Kleinhirn.

Eine Grundlage für eine systematische Darstellung der Hauptabschnitte hat mir die Betrachtung des Kleinhirnes des neugeborenen Löwen gegeben. An diesem treten mit beinahe schematischer Deutlichkeit hervor der stark geschlängelte Wurm, welcher links und rechts von einem ihm parallel verlaufenden geschlängelten Teile begleitet wird, den man etwa als Nebenwurm bezeichnen könnte, ferner der seitwärts von diesem übrig bleibende Teil, welcher durch zwei im wesentlichen horizontal verlaufende, tiefere Spalten in drei übereinander liegende Lappen abgeteilt wird. Letztere könnte man als oberen, mittleren und unteren bezeichen. An dem weiblichen Gehirn sind die eben geschilderten Teile nicht so deutlich erkennbar, wie an

dem männlichen, wo sie ohne Schwierigkeiten unterschieden werden können.

Damit ist die etwas complicierte Darstellung der Kleinhirnlappen bei Tiedemann [*27*] ein wenig vereinfacht worden.

B) Beschreibung des Gehirnes eines neugeborenen Löwen.

Vorliegendes Gehirn, welches von einem Bastard zwischen zwei Löwenformen stammt, weist, abgesehen von den vier Leuretschen Ur- oder Fundamentalwindungen, bereits alle diejenigen Furchen auf, welche nach Krueg [*14*] zu den Grenz- und Hauptfurchen gehören, ausserdem noch die Fissurae anterior und postica (nach Krueg Nebenfurchen). Kleine andere Furchen sind an dem vorliegenden Gehirn von den Gefässfurchen, welche hier ziemlich tiefe Rinnen bilden, kaum zu unterscheiden; deshalb wurden in die Zeichnungen nur die sicher zu constatierenden Furchen aufgenommen. Es mag dahingestellt bleiben, ob nicht andeutungsweise die kleinen Nebenfurchen vorhanden waren. An dem vorliegenden Gehirn war es jedenfalls nicht möglich, sie mit Sicherheit von den Gefässfurchen zu unterscheiden.

Die Fissura Sylvii zeigt hinsichtlich ihres Ursprunges dasselbe Verhalten wie bei den anderen Gehirnen, bildet jedoch nur eine einfache nach aufwärts und hinten gerichtete Furche, welche keinerlei Verbindungen mit benachbarten Furchen eingeht.

Die Fissura anterior ist gleichfalls eine ungegabelte Furche, deren Convexität nach hinten gerichtet ist.

Die Fissura postica ist leicht gegabelt und umkreist mit ihrem vorderen (oberen) Teil die Sylvische Furche. Zwischen den Fissurae anterior und postica findet sich wie immer die erste Leuretsche Ergänzungs- oder Uebergangswindung, welche den Gyrus Sylviacus mit dem Gyrus ectosylvius vereinigt.

Die Fissura suprasylvia zeigt ihr gewöhnliches Verhalten, ebenso die Fissura lateralis, welche auf beiden Hemisphären mit der rechts noch schwach entwickelten Fissura ansata verbunden ist. Letztere steht auf der rechten Hemisphäre mit der Fissura coronalis in Zusammenhang, wie es auch auf je einer Hemisphäre auch bei den Gehirnen, welche Rink und Leuret und Gratiolet (vergl. die Textfig. 9

Titel des Werkes	erschienen in	Tafel No.
1. Die Windungen der convexen Oberfläche des Vorder-Hirnes bei Menschen, Affen und Raubtieren.	Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten. Bd. 7. 1877.	Text
2. Beiträge zur Vergleichung der Hirnfurchen bei den Carnivoren und den Primaten, im Anschluss an die Untersuchung eines Löwengehirnes. 1885.	Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern aus dem Jahre 1885. II. Heft.	I u. II
3. Leuret et Gratiolet, Anatomie comparée du Système nerveux, accompagnée d'un atlas. 1839—1857.		V
4. Tiedemann, I cones cerebri simiarum et quorundam mammalium rariorum. Heidelberg. 1821.		III
5. The outre Cerebral Fissures of Mammalia (especially the carnivora) and the Limits of their Homolog. By Burt G. Wilder.	Proceedings of the American Association for the advancement of science. Twenty-Second Meeting Held Portland, Aug. 1873.	IV
6. Ueber die Furchen auf der Grosshirnrinde der zonoplacentalen Säugetiere.	Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1880. Bd. 33.	XXXV
7. Serres, Anatomie comparée du cerveau dans les quatre classes des animaux vertébrés. Tome I et II. Avec un atlas de seize planches. 1826.		XIV
8. Die Furchen auf der äusseren Fläche des Carnivorenhirns.	Zoologische Jahrbücher. Abteilung f. Anatomie. XII. Bd. 1899. Jena.	XXXVI

Dorsale Ansicht	Laterale rechte Ansicht	Laterale linke Ansicht	Ansicht von hinten	Mediale Ansicht	Basale Ansicht	♀	♂	iuv.	Autor
—	—	Fig. 17 Fig. 23	—	Fig. 8	—	—	—	—	Meynert
Fig. 1	Fig. 7	Fig. 6	Fig. 9	—	Fig. 2	♀	—	—	V.Familiant. *Inaugural-Dissert.*
Fig. 1	—	Fig. 2	—	—	—	—	—	—	Leuret et Gratiolet
Fig. 3 iuv.	—	—	—	Fig. 5	Fig. 4	—	—	—	Tiedemann
—	—	Fig. 19 7½ Mon. Fig. 18 iuv. 17 Mon.	—	—	—	—	♂	—	Wilder
/	/	—	—	/	—	—	—	—	Krueg
Fig. 264	—	—	—	—	Fig. 266	—	—	—	Serres
Fig. 11 iuv.	Fig. 12 iuv.	—	—	—	—	—	—	—	Franz Rink

u. 18) abbilden, der Fall ist. Hier tritt daher Pansch's [*20*] obere longitudinale Hauptfurche in typischer Weise zu Tage.

Die Fissurae rhinalis, rhinalis posterior und praesylvia verlaufen in derselben Weise wie an den bereits beschriebenen Gehirnen und beanspruchen daher keine weitere Besprechung.

Die Fissura cruciata ist in der Ansicht von der dorsalen Seite nicht zu sehen, da die Wölbung des Stirnteiles bedeutend stärker ist als bei den erwachsenen Gehirnen.

III. Vergleichung der hier beschriebenen Gehirne mit den in der Litteratur vorhandenen, abgebildeten Löwengehirnen.

Der folgende Abschnitt beginnt mit einer Uebersicht über die hier aufgestellten, in der Litteratur beschriebenen und abgebildeten Löwengehirne. Dieselbe soll im Verein mit den Abbildungen dem Nachuntersucher insofern von Nutzen sein, als die Beschaffung der einschlägigen Litteratur zum Teil mit Schwierigkeiten verknüpft ist.

Wie aus nachstehendem Verzeichnis hervorgeht, sind bisher abgebildet worden: sechs Dorsal-, zehn Lateral-, drei Medial-, drei Basalansichten und eine hintere Ansicht, welche von zwölf verschiedenen Gehirnen stammen, so dass also mit den hier beschriebenen zwei erwachsenen Gehirnen zusammen 14 für die Vergleichung verwertbare Gehirne vorliegen.

Die von Gall und Spurzheim [*9*] gegebene Lateralansicht des Löwengehirnes soll hier nicht zum Vergleich herangezogen werden, da dieselbe, wie auch Krueg bemerkt, zu viele zeichnerische Mängel aufweist, um zu bestimmten Aussagen verwendet werden zu können. Ebensowenig Anhalt für unsere Zwecke bietet die Arbeit von Owen [*18*], welcher das Löwengehirn nur ganz oberflächlich zum Vergleich heranzieht, ohne Abbildungen davon zu geben.

Holl [*11*], welcher das Gehirn einer erwachsenen und dasjenige einer jungen Löwin untersuchte, giebt keine Abbildungen davon. Seine Angaben über den Befund sollen an geeigneter Stelle Verwendung finden.

Mit den hier wiedergegebenen 16 Hemisphären des Löwengehirnes stimmen die von mir beschriebenen vier erwachsenen Hemi-

sphären ihren Sulci und Gyri nach im wesentlichen überein. Immerhin sind eine Anzahl Abweichungen vorhanden, welche in diesem Abschnitt zum Vergleich herangezogen werden sollen.

Zuvor ist noch zu bemerken, dass die im folgenden gegebene Aufstellung der Zahlen über die relative Häufigkeit des Vorkommens oder Fehlens dieser oder jener Furche auf Grund der in der Litteratur gegebenen Abbildungen insofern keine absolute Gültigkeit beanspruchen kann, als anzunehmen ist, dass diese oder jene Furche bei der Herstellung der Figuren, in denen meist nur die Sulci als dickere oder dünnere Linien angegeben werden, nicht dargestellt wurde. Es ist daher sehr notwendig, von dieser Art der Darstellung abzugehen und durchgeführte, abschattierte Zeichnungen des Oberflächenbildes, welche vorteilhaft unter Zugrundelegung photographischer Aufnahmen ausgeführt werden, wie es auch Holl [*11*] gefordert hat, der Beschreibung beizufügen, weil auf diesem Wege am leichtesten die richtige Verkürzung und Projektion erzielt wird.

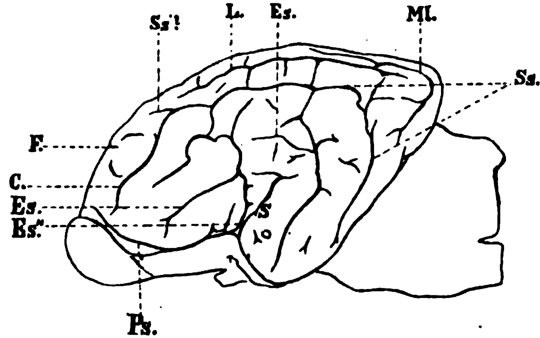


Fig. 1.

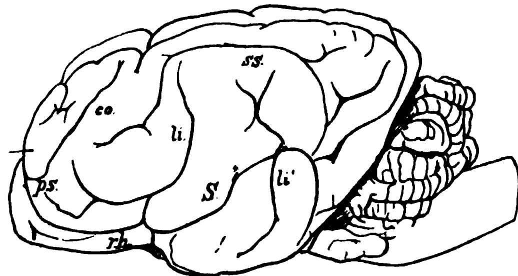


Fig. 2.

Die Fissura Sylvii, welche nach Krueg allen Carnivoren zukommt und aus dem Hinterende der Fissura rhinalis hervorgeht, entspringt beim Löwen gewöhnlich an dem Vereinigungspunkte der Fissura rhinalis und der Fissura rhinalis posterior und verbindet sich in zwei Fällen an ihrem unteren Ende mit der Fissura anterior (vergl. Textfig. 1 u. 2).

Die Fissura postica, stets vorhanden, nimmt in einem Falle das obere Ende der Fissura Sylvii auf (vergl. Textfig. 2).

Die Fissura anterior, beim Löwen stets vorhanden und mit der Fissura Sylvii verbunden, ist auf 20 Hemisphären nur fünfmal unabhängig von ihr (vergl. die Gehirne, welche Wilder [*29*] (Textfig. 3 u. 1), Leuret und Gratiolet [*15*] (Textfig. 4) und Meynert [*16*] (Textfig. 5 u. 6) abbilden. Die Verbindung besteht daher in 15 Fällen, während sie in fünf Fällen fehlt.

Fig. 3.

Die Fissura diagonalis, nach Krueg [*14*] den Feliden nie fehlend, ist beim Löwen auf 20 Hemisphären viermal, nämlich auf der linken weiblichen und auf der linken männlichen Hemisphäre der von mir beschriebenen Gehirne und auf denjenigen, welche Wilder [*29*] (Textfig. 3) und Meynert (Textfig. 6) abbilden, gar nicht vorhanden. In der Mehrzahl der Fälle, in denen sie vorhanden ist, scheint sie mehr eine Gabel des vorderen Endes der Fissura anterior als eine selbständige Bildung zu sein.

Fig. 4.

Die Fissura suprasylvia ist eine auf allen vorliegenden 20 Hemisphären vorhandene typische Bogenfurche, welche nur in zwei Fällen, nämlich bei den Gehirnen, welche Meynert [*16*] (Textfig. 6) und Familiant [*6*] (Textfig. 7)

Fig. 5.

untersucht haben, in ihrem Verlaufe unterbrochen ist, so dass es zur Bildung einer gesonderten Fissura suprasylvia posterior kommt. Diese Trennung findet immer an derjenigen Stelle statt, wo der horizontale Ast in den verticalen umbiegt.

Die Fissura suprasylvia geht ferner in drei Fällen Verbindungen ein:

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

a) mit der Fissura anterior (vergl. die Abbildungen Wilder [*29*]) (Textfig. 1 u. 3) und Familiant [*6*]) (Textfig. 7);

b) mit der Fissura postica in zwei Fällen (vergl. die Abbildungen von Familiant) (Textfig. 2) und Wilder [*29*] (Textfig. 1);

c) mit dem hinteren Ende der Fissura medilateralis und der Fissura rhinalis posterior (vergl. die Abbildungen von Familiant [*6*]) (Textfig. 2 u. 8).

Die Fissura lateralis ist nach Krueg [*14*] bei den Feliden etwas öfter mit der Fissura medilateralis verbunden als nicht (30:25). Für den Löwen stellt sich dieses Verhältnis erheblich anders dar, denn auf 20 Hemisphären ist die Verbindung nur in sechs Fällen vorhanden, während die Fissura lateralis 14 mal eine selbständige Furche ist.

Die Verbindung beider Furchen ist dargestellt in den Figuren von Leuret und Gratiolet [*15*] (Textfig. 9 rechte Hemisphäre), Rink [*22*] (Textfig. 10 rechte Hemisphäre), Meynert [*16*] (Textfig. 5 u. 6) und Familiant [*6*] (Textfig. 11). Letzterer Autor sagt in der Beschreibung:

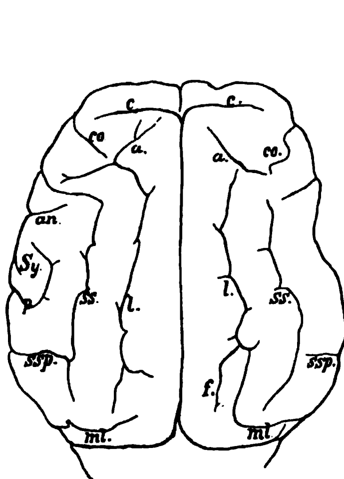


Fig. 10.

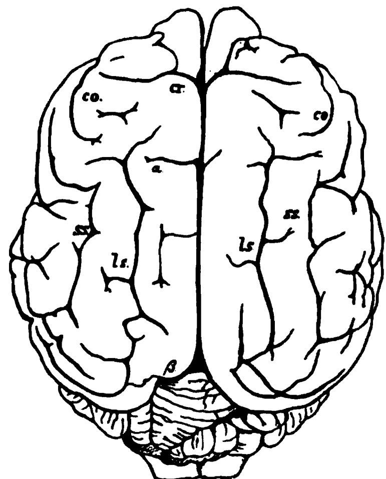


Fig. 11.

„Das hintere Endstück der oberen Bogenfurche (die Fissura medilateralis Krueg) ist auf der rechten Hemisphäre selbständig geworden"; dies ist aus der Figur (Textfig. 11) jedoch nicht ersichtlich.

Die Fissura ansata steht, wie es Krueg [*14*] als typisch für die Feliden angegeben hat, auf 20 Hemisphären 18 mal mit der Fissura lateralis in Zusammenhang. Die beiden Fälle, in denen sie von ihr getrennt ist, betreffen die Gehirne, welche Wilder [*29*][1] (Textfig. 1) und Rink [*22*] (Textfig. 10 rechte Hemisphäre) abbilden.

---

[1]) Wilder [*29*] fasst in dieser Figur die Fissura ansata als vordersten Teil der Fissura suprasylvia auf; indessen scheint er sich darüber nicht recht klar gewesen zu sein, was die Bezeichnung (*ss*[1]?) beweist.

Der mediale Ast der Fissura ansata ist in der Abbildung von Familiant [*6*] (Textfig. 2) mit der Fissura cruciata, der laterale Ast in der Figur von Wilder [*29*] (Textfig. 1 u. 3) mit der Fissura suprasylvia verbunden.

Die Fissura medilateralis findet sich auf allen 20 Hemisphären.

Die Fissura cruciata, welche bei allen Carnivoren eine überaus charakteristische Furche darstellt, erreicht in der Abbildung (vergl. Textfig. 12), welche Tiedemann [*27*] gegeben, nicht den medialen Hemisphärenrand.

Diese Thatsache erscheint mit Rücksicht auf die grosse Bedeu-

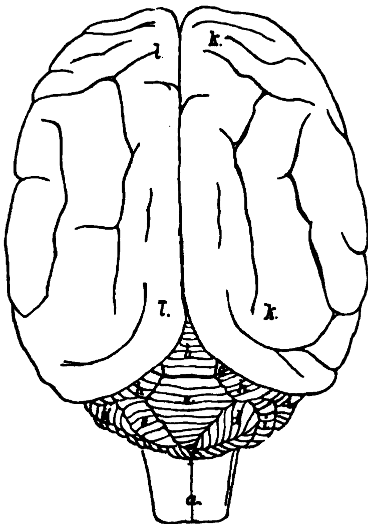


Fig. 12.

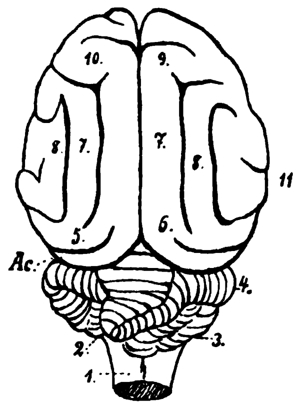


Fig. 13.

tung und Constanz dieser Furche nicht allein bei dem Löwen, sondern auch bei allen anderen Carnivoren, so auffallend, dass sie wohl von Tiedemann [*27*] selber, welcher auf die Sulci kein grosses Gewicht gelegt hat, sicher im Text besonders hervorgehoben und betont worden wäre. Deshalb bin ich geneigt, dieses Verhalten nicht als eine Variation zu deuten, sondern sie auf Rechnung eines Zeichen- oder Reproduktionsfehlers zu setzen und glaube, dass auch in diesem Falle die Fissura cruciata das typische Verhalten gezeigt hat, obwohl auch auf der medialen Fläche des Gehirnes sich keine Furche findet, welche der Fissura cruciata entspräche.

Die Fissura coronalis ist mit Ausnahme des von Serres [23] abgebildeten Gehirnes (Textfig. 13) bei allen Gehirnen meist in ihrer typischen und charakteristischen Form (die Fissura cruciata umkreisend) vorhanden. Diese Furche ist nach Pansch [21] auf Grund seiner vergleichend morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an mehr als 300 Säugetiergehirnen eine der drei Primärfurchen, welche sich bei allen gefurchten Gehirnen vorfinden; sie ist ferner eine der ersten Furchen, welche auf der lateralen Fläche des fötalen Gehirnes auftreten.

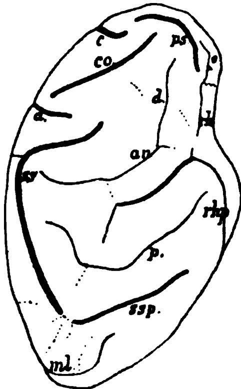


Fig. 14.

Diese Thatsache allein macht das Fehlen der Fissura coronalis auf dem Gehirn des Löwen recht unwahrscheinlich, um so mehr, als Serres in der Litteratur mehrfach als „inexakt“ bezeichnet wird.

Während die Fissura coronalis nach Krueg [14] bei den Feliden mit der Fissura ansata ebenso oft verbunden ist als nicht, besteht diese Verbindung auf den von mir untersuchten vier erwachsenen Hemisphären des Löwengehirnes keinmal, auf den 16 der Autoren nur zweimal, so dass also diese Angabe von Krueg [14] für Felis leo nicht zutrifft (vergl. die Abbildungen von Leuret und Gratiolet [15]) (Textfig. 9, linke Hemisphäre) und Wilder [29] (Textfig. 1).

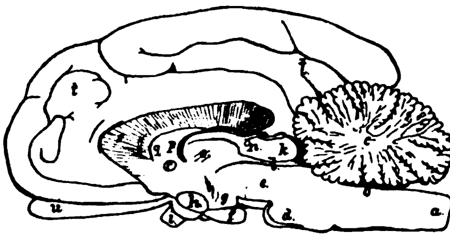


Fig. 15.

Eine geringfügige Abweichung von dem hier beschriebenen Verhalten zeigt die Fissura coronalis ferner auf der Abbildung von Leuret und Gratiolet [15] (Textfig. 4), indem sie mit der Fissura suprasylvia in Zusammenhang steht.

Die Fissura postcruciata, welche bei allen vier von mir beschriebenen Hemisphären sich findet, ist auf 16 Hemisphären der Autoren fünfmal nicht vorhanden, nämlich bei den Gehirnen, welche ab-

bilden: Serres [*23*] (Textfig. 13), Rink [*22*] (Textfig. 10), Leuret und Gratiolet [*15*] (Textfig. 9, rechte Hemisphäre).

Sie ist also auf 15 Hemisphären vorhanden, während sie auf fünf Hemisphären fehlt.

Die Fissura praesylvia, eine auf allen 20 Hemisphären gut ausgeprägte Furche, ist auf den Gehirnen, welche Wilder [*29*] (Textfig. 1) und Krueg [*14*] (Textfig. 14) abbilden, nicht mit der Fissura rhinalis verbunden. In ersterem Falle schneidet das hintere Ende der Fissura praesylvia von unten her in den Gyrus Sylviacus anterior ein und verbindet sich alsdann mit einem Aste der Fissura anterior. In Kruegs [*14*] Figur endigt die Fissura praesylvia blind, so dass der Gyrus praesylvius mit dem vorderen Schenkel des Gyrus Sylviacus durch eine Uebergangswindung verschmolzen ist. In der Abbildung, welche Familiant [*6*] (Textfig. 2) giebt, steht das obere Ende der Fissura praesylvia mit dem unteren Ende der Fissura coronalis in Zusammenhang.

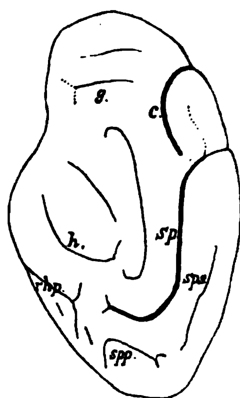


Fig. 16.

Von medialen Ansichten existieren im Ganzen nur drei; die Furchen, welche auf denselben vorhanden sind, stimmen mit denen, welche ich beschrieben habe, überein. Tiedemann bildet im vorderen Teile eine Furche ab, welche nur ihrer Lage nach die Fissura genualis sein müsste, in ihrem Verlauf aber durchaus von dem sonstigen Verhalten dieser Furche abweicht (vergl. Textfig. 15).

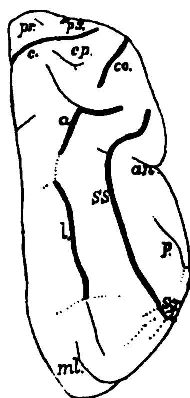


Fig. 17.

Die Fissura splenialis, auf allen Hemisphären vorhanden, wird von Meynert [*16*] als Hinterhauptspalte bezeichnet; das hintere Ende nennt er Sulcus calcarinus, ein Name, der sich in der sonstigen Carnivorenlitteratur nicht wieder findet.

Die Fissura cruciata minor (Ellenberger und Baum [*3* u. *4*]), ist auf 20 Hemisphären zehnmal vorhanden; sie fehlt auf den Gehirnen,

welche Serres [*23*] (Textfig. 13), Rink [*22*] (Textfig. 10), Meynert [*16*] (Textfig. 6), Wilder [*29*] (Textfig. 1 u. 3) und Leuret und Gratiolet [*15*] (Textfig. 9 u. 4, rechte Hemisphäre) abbilden, ausserdem auf der linken Hemisphäre des von mir beschriebenen weiblichen Gehirnes (vergl. Taf. XV. Fig. 13).

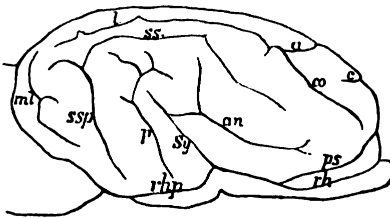


Fig. 18.

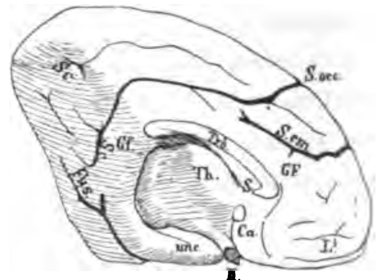


Fig. 19.

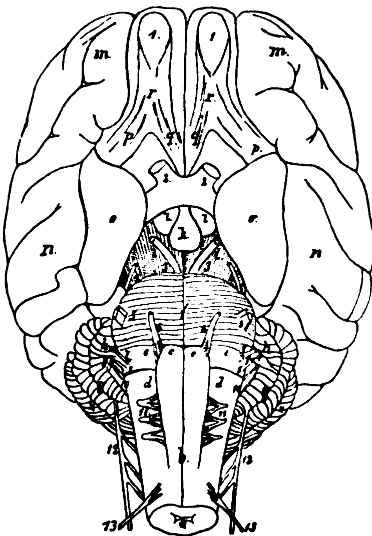


Fig. 20.

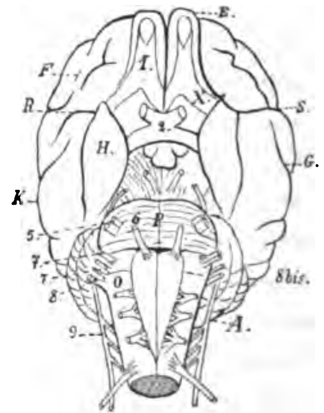


Fig. 21.

Die Fissura cruciata minor verbindet sich mit der Fissura splenialis auf der rechten Hemisphäre des von mir beschriebenen männlichen Gehirnes (vergl. Taf. XIV. Fig. 3), ferner auf der rechten Hemisphäre des von Tiedemann abgebildeten Gehirnes (vergl. Textfig. 12 bezw. 15) und auf der gleichen Hemisphäre des von Krueg [*14*] untersuchten Gehirnes (vergl. Textfig. 16 bezw. 17), also im Ganzen dreimal, während es auf 17 Hemisphären nicht der Fall ist.

Es sind nun noch zwei Furchen zu erwähnen, welche sich auf keinem der von mir untersuchten Gehirne vorfanden, die Fissura confinis und Fissura prorea (Krueg).

Erstere Furche ist auf 20 Hemisphären achtmal abgebildet; vergl. die Figuren von Tiedemann [*27*] (Textfig. 12), Leuret und Gratiolet [*15*] (Textfig. 9, linke Hemisphäre), Familiant [*6*] (Textfig. 11), Rink [*22*] (Textfig. 10, rechte Hemisphäre) und Meynert [*16*] (Textfig. 5 u. 6). Sie stellt nur auf einem Gehirne (vergl. Textfig. 12) eine selbständige Furche dar, während sie in allen anderen Fällen Verbindungen mit Fissura lateralis bezw. Fissura medilateralis eingeht.

Die Fissura prorea findet sich auf 20 Hemisphären nur dreimal, nämlich auf den Gehirnen, welche Wilder [*29*] (Textfig. 3), Meynert [*16*] (Textfig. 6) und Krueg [*14*] (Textfig. 17) abbilden.

IV. Zusammenfassung.

Nach angestelltem Vergleich der vorliegenden mit den Angaben der Litteratur zeigen die Figuren 2, 10 und 13 auf Tafel XIV, XV die für das Löwengehirn typischen Merkmale.

Das typische Löwengehirn weist folgende Furchen auf: Fissura Sylvii, anterior, postica, suprasylvia, suprasylvia posterior, lateralis, medilateralis, ansata, coronalis, cruciata, rhinalis, rhinalis posterior, praesylvia, splenialis, suprasplenialis, postsplenialis und genualis.

Die Fissura diagonalis, nach Krueg [*14*] den Feliden nie fehlend, ist beim Löwen auf 20 Hemisphären viermal nicht vorhanden.

Die Fissura lateralis, nach Krueg [*14*] bei den Feliden etwas öfter mit der Fissura medilateralis verbunden als nicht (30:25), steht beim Löwen auf 20 Hemisphären nur in sechs Fällen mit letzterer Furche im Zusammenhang.

Die Fissura coronalis, nach Krueg [*14*] bei den Feliden mit der Fissura ansata ebenso oft verbunden als nicht, ist beim Löwen auf 20 Hemisphären 18 mal eine selbständige Furche.

V. Kurze Uebersicht der gebräuchlichsten Bezeichnungen für die Hirnfurchen und Windungen alphabetischer und zum Teil historischer Reihenfolge.

Bei der Aufstellung einer Tabelle der Hirnfurchen resp. Windungen kann man sich von verschiedenen Gesichtspunkten leiten lassen. Entweder scheidet man, wie es Krueg [*14*] gethan hat, die Furchen nach ihrer Dignität und Genese in Grenz-, Haupt- und Nebenfurchen und zählt die Furchen darnach auf, oder man wählt eine topographisch-descriptive Anordnung, indem man die dorso-laterale, die mediale und basale Fläche des Hirnes mit ihren Furchen aufzählt, wie es im Wesentlichen Ellenberger und Baum [*3* u. *4*] gethan haben, oder schliesslich man zählt, wie es Wilder machte, einfach die Furchen ohne Rücksicht auf Wert und Lage alphabetisch auf.

Diese Anordnung ist, wenn man die Bezeichnungen der verschiedenen Autoren neben einander stellen will, jedenfalls die übersichtlichste und die bequemste. Bei der Frage, in welcher Reihenfolge die Namen der verschiedenen Autoren neben einander aufgestellt werden sollen, könnte man sich einmal leiten lassen von der historischen Reihenfolge der Arbeiten, welche dieses Gebiet betreffen, wie es Langley [*14*a] gethan hat, oder man könnte dieselben ebenfalls alphabetisch ordnen, oder schliesslich denjenigen an die erste Stelle bringen, der am weitgehendsten die Furchen unterscheidet.

Wir wollen in die erste Rubrik die von Krueg [*14*] eingeführten Bezeichnungen setzen. Er ist es, der diejenigen Bezeichnungen für die Carnivorengehirne eingeführt hat, welche sich noch heute allseitiger Anerkennung erfreuen und allgemein gebraucht werden. Krueg [*14*] hat eine grosse Reihe von Bezeichnungen von Owen [*19*] entlehnt; deswegen sollen in der zweiten Rubrik die Owenschen Bezeichnungen aufgeführt werden. Einige wenige Bezeichnungen auch entnahm Krueg [*14*] von Wilder [*29*] aus dessen erster Arbeit im Jahre 1873. Wilder seinerseits nimmt in seiner zweiten Arbeit vom Jahre 1881 einige Bezeichnungen von Krueg auf; die in diesem Werke gebrauchten Bezeichnungen finden wir in der dritten Rubrik. Daran schliessen wir die Tabelle von Langley [*14*a], Turner [*26*] und

Ellenberger und Baum [*3* u. *4*] an. An das Ende setzen wir die Bezeichnungen von Pansch [*20*], der zum grossen Teil eigene Namen wählte, welche sich in der Litteratur nicht eingebürgert haben. Die Bezeichnungen von Leuret und Gratiolet [*15*] und Broca [*1*] sind nicht mit in die Tabelle aufgenommen, weil erstere mehr Gewicht auf die Windungen gelegt haben und Broca [*1*] in seinen Betrachtungen der Namengebung für die Hirnanatomie das Tierhirn nur vergleichsweise heranzieht. Es sind vielfach Versuche gemacht worden, die Furchen des Menschen- und Tierhirnes, sowie die Bezeichnungen hierfür in einen gewissen Einklang zu bringen, z. B. von Meynert [*16*]. Diese Versuche haben zu keinem übereinstimmenden und anerkannten Resultate geführt.

In den ältesten Beschreibungen, besonders in dem grundlegenden Werke von Leuret und Gratiolet, wird das Hauptgewicht auf die Windungen gelegt; Huschke [*12*], Dareste [*2*], Gervais [*10*] und Flower [*8*] lehnten sich im Grossen und Ganzen an diese Methode an. In den neueren Werken wird ihre Betrachtung erst in die zweite Reihe gestellt. Wir wollen versuchen, auch eine alphabetische Tabelle über die gebräuchlichsten Bezeichnungen der Windungen zu geben und stellen hier die Bezeichnungen von Langley [*14*a] in die erste Rubrik, in die zweite diejenige von Ellenberger und Baum [*3* u. *4*] als die am meisten gebräuchlichsten und in die nächsten Rubriken in historischer Reihenfolge die von Leuret und Gratiolet [*15*], Owen [*19*], Broca [*1*] und Pansch [*20*].

In die erste Rubrik der Furchen sowohl wie auch der Windungen haben wir hinter jeder Bezeichnung den Namen des Autors derselben durch den entsprechenden Anfangsbuchstaben angegeben. Zugleich sind in den Furchenrubriken den Bezeichnungen die auf den Tafeln der Originalwerke gebrauchten Abkürzungen hinzugefügt.

Die in vorliegender Arbeit vorkommenden Namen	Abkürzungen	Krueg 1880	Owen 1868	Wilder 1881
1. Fissura ansata. K.	—	Fissura ansata. *a.*	—	Fissura ansata.
2. „ anterior. K.	—	„ anterior. *an.*	Fissure ectosylvian. 8^{1}.	„ anterior.
3. „ confinis. K.	—	„ confinis. *f.*	„ part of medilateral. *10.*	„ confinis.
4. „ coronalis. O.	—	„ coronalis. *co.*	„ coronal. *12.*	„ coronalis.
5. „ cruiata. L.	—	„ cruciata. *c.*	„ frontal or postfrontal. *4*	„ cruciata.
6. „ cruciata minor E. u. B.	—	—	—	—
6.[1] „ diagonalis. K.	—	„ diagonalis. *d.*	—	„ diagonalis.
7. „ genualis. K.	—	„ genualis. *g.*	„ part of falcial. *15.*	„ falcialis.
8. „ lateralis. O.	—	„ lateralis. *l.*	„ lateral. *11.*	„ lateralis.
9. „ medilateralis. O.	—	„ medilateralis. *ml.*	„ medilateral. *10.*	„ medilateralis.
10. „ olfactoria. autorum.	—	„ olfactoria. *o.*	—	„ olfactoria.
11. „ postica. K.	—	„ postica. *p.*	„ ectosylvian. 8^{1}	„ postica.
12. „ postcruciata. K.	—	„ postcruciata. *cp.*	—	„ postcruciata.
13. „ postsplenialis. K.	—	„ postsplenialis. *spp.*	„ marginal. [citiert nach Krueg S. 622.]	„ postmarginalis.
14. „ praesylvia. O.	—	„ praesylvia. *ps.*	—	„ superorbitalis.
15. „ prorea. K.	—	„ prorea. *pr.*	—	—
16. „ rhinalis. W.	—	„ rhinalis. *rh.*	„ ectorhinal. *2.*	„ rhinalis.
17. „ rhinalis posterior. K.	—	„ rhinalis posterior. *rhp.*	„ ectorhinal. *2.*	„ postrhinalis.
18. „ splenialis. K.	—	„ splenialis. *sp.*	„ supercallosal. 7^{1}.	„ splenialis.
19. „ suprasplenialis. K.	—	„ suprasplenialis. *sps.*	„ marginal. *6.*	„ marginalis.
20. „ suprasylvia. O.	—	„ suprasylvia. *ss.*	„ supersylvian. *8.*	„ supersylviana.
21. „ suprasylvia posterior. K.	—	„ suprasylvia posterior. *ssp.*	„ postsylvian. *9.*	„ postsylviana.
22. „ Sylvii. autorum.	—	„ Sylvii. *S.*	„ sylvian. *5.*	„ Sylviana.

Langley	Turner	Ellenberger und Baum	Pansch 1879
ssure ansate. *an.*	—	Fissura ansata. *a.*	1 + 4 + 8 obere longitudinale Hauptfurche.
anterior ectosylvian. *a.e.sy.*	—	„ ectosylvia antica. *ec.a.*	2 + 11 unterste, sekundäre Bogenfurche.
ento-lateral. *en.l.*	—	„ confinis. *cf.s.* entolateralis. *el.*	—
coronal. *cor.*	Fissure coronal. *co.*	„ coronalis. *co.*	—
crucial. *cr.*	„ crucial. *cr.*	„ cruciata. *cr*	5 + 18 mediale Hauptfurche.
—	—	„ cruciata minor. *crm.*	—
—	—	—	—
genual. *g.*	„ genual. *g.*	„ genualis. *gen.*	—
lateral. *l.*	„ lateral. *l.*	„ lateralis. *l.*	—
postlateral. *p.l.*	„ medilateral. *ml.*	„ medilateralis. *m*	—
—	„ olfactory. *ol.*	„ olfactoria. *olf.*	—
posterior-ectosylvian. *p.e.sy.*	—	„ ectosylvia postica. *ec.p.*	—
postcrucial. *p.cr.*	—	„ postcruciata. *p.c.*	—
postsplenial. *p.sp.*	„ postsplenial. *psp.*	„ postsplenial. *sp.p.*	—
supra-orbital. *s.or.*	„ praesylvian. *ps.* [supraorbital.]	„ praesylvia. *pr.*	Vordere oder senkrechte Hauptfurche.
prorean. *pr.*	—	„ prorea. *pro*	—
rhinal. *rh.*	„ rhinal. *r.*	„ rhinalis. *rh.*	Grenzfurche des Lobus olfactorius.
post-rhinal. *p.rh.*	„ posterior part of rhinal. *pr.*	„ rhinalis posterior *rh.p.*	Grenzfurche des Lobus hippocampi.
splenial. *sp.*	„ splenial. *sp.*	„ splenialis. *spl.*	—
supra-splenial. *s.sp.*	„ suprasplenial. *sps.*	„ suprasylvia anterior. *ss.a.* „ suprasylvia media. *ss.m.*	Laterale bogenförmige Hauptfurche.
anterior-suprasylvian. *a.s.sy.* minor-ansate. *an'.*	„ suprasylvian. *ss.*	„ suprasylvia posterior. *ss.p.*	Laterale bogenförmige Hauptfurche.
posterior-suprasylvian. *p s.sy.*	„ posterior part of suprasylvian. *ssp.*	„ Sylvii *sy.*	Fissura Sylvii.
—	„ Silvian. *S*	—	—

Die in vorliegender Arbeit vorkommenden Namen	Abkürzungen	Langley	Ellenberger und Baum
1. Gyrus compositus anterior. L.	—	Convolution anterior composite.	Gyrus compositus anterior.
2. „ „ posterior. L.	—	„ posterior composite.	„ „ posterior.
3. „ ectosylvius. L.	—	„ 2nd or inferior.	Gyrus ectosylvius. Zweite Bogenwindung.
4. „ „ anterior.	—	„ ant. ectosylvian.	Gyrus ectosylvius anticus.
5. „ „ medius.	—	„ med. ectosylvian.	„ „ medius.
6. „ „ posterior.	—	„ post. ectosylvian.	„ „ posticus.
7. „ genualis. L.	—	„ genual.	„ genualis.
8. „ lateralis mihi.	—	—	—
9. „ marginalis. O.	—	„ 4th or superior.	Gyrus marginalis. Vierte Bogenwindung.
10. „ medilateralis. O.	—	—	—
11. „ praesylvius. O.	—	„ orbital, prorean, subprorean.	Gyrus orbitalis, prorea, subprorea.
12. „ sigmoideus. F.	—	„ sigmoid.	„ centralis.
13. „ „ pars anterior.	—	Ant. limb sigmoid gyrus.	„ „ anterior.
14. „ „ „ posterior.	—	Post. limb sigmoid gyrus.	„ „ posterior.
15. „ splenialis. L.	—	Convolution splenial.	„ splenialis.
16. „ suprasylvius. O.	—	„ 3rd or median.	Gyrus suprasylvius. Dritte Bogenwindung.
17. „ „ anterior s. coronalis.	—	„ ant. supra-sylvian or coronal.	Gyrus suprasylv. ant. s. coronalis.
18. „ „ medius.	—	—	„ „ medius.
19. „ „ posterior.	—	„ post. supra-sylvian.	„ „ posterior.
20. „ Sylviacus. a.	—	„ Ist or Sylvian.	Gyrus Sylviacus. Erste Bogenwindung.
21. „ „ anterior.	—	„ ant. Sylvian.	Gyrus Sylviacus anterior.
22. „ „ posterior.	—	„ post. Sylvian.	„ „ posterior

Leuret und Gratiolet	Owen	Broca	Pansch
—	—	—	—
—	—	—	—
La seconde circonvolution cérébrale.	—	3 + 16. Les circonvolutions intremédiaires.	Gyrus Sylviacus externus.
—	—	—	—
—	—	—	—
—	—	—	—
? part de la circonvol. interne.	—	—	—
—	—	—	—
La quatrième circonvol. cérébrale.	Marginal.	Circonvolution sagittale.	„ marginalis.
—	Medilateral.	—	—
La circonvolution sus-orbitaire.	Convolution présylvian.	—	„ supraorbitalis.
—	—	—	„ frontalis.
—	—	—	„ „ ant.
—	Lateral part-post-frontal.	—	„ „ post.
—	—	—	—
La troisième circonvol. cérébrale.	Convolut. super-sylvian or lateral.	—	Gyrus suprasylviacus.
—	—	—	—
—	—	—	—
—	„ post-sylvian.	—	—
La première circonvol. cérébrale.	„ sylvian.	Circonvolution sylvienne.	Gyrus Sylviacus internus.
—	—	—	—
—	—	—	—

VI. Litteratur.

1. Broca, Anatomie comparée des circonvolutions cérébrales. Le grand lobe limbique et la scissure limbique dans la série des mammifères. (Rev. d'Anthropologie 7. a. 2. ser. 1878. T. I. p. 385—498.)
2. Dareste, Troisième Mémoire sur les circonvolutions du cerveau chez les mammifères. (Ann. des Sc. nat. IV. ser. 1855. T. III. p. 65—111.)
3. Ellenberger und Baum, System. und topogr. Anatomie des Hundes. Berlin 1891. S. 490—499.
4. Ellenberger, Ueber die Furchen und Windungen der Grosshirnoberfläche des Hundes. (Archiv f. wissensch. u. prakt. Tierheilkunde. Berlin 1889. Bd. XV. S. 263—282.)

4a. Flatau und Jacobson, Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Säugetiere. Berlin 1899.

5. Flesch, M., Versuch zur Ermittlung der Homologie der Fissura parieto-occipitalis bei den Carnivoren. (Festschr., A.v.Köllicker gewidmet. Leipzig 1887.)
6. Familiant, V., Beiträge zur Vergleichung der Hirnfurchen bei den Carnivoren und den Primaten, im Anschluss an die Untersuchung eines Löwengehirnes in: Mitt. Nat. Ges. Bern. 1885. 2. Heft. 1885. S. 49—81. (Inaugural-Dissertation.)
7. Ferrier, The functions of the brain. 1876. p. 145.
8. Flower, On the anatomy of the Proteles (Proteles cristatus Sparrmann). Proc. zool. soc. London 1869. p. 474—496.
9. Gall und Spurzheim, Anatomie et physiologie du système nerveux en général et sur celui du cerveau en particulier. (Paris 1816—1819. 4 Bde. 4°. Mit einem Atlas in Fol.)
10. Gervais, Mémoires sur les formes cérébrales propres aux Carnivores vivants et fossiles. (Nouv. arch. du Mus. 1870. Vol. VI. p. 103—162.)
11. Holl, M., Ueber die Insel des Carnivorengehirnes. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1899. S. 217—266.
12. Huschke, Schädel, Hirn und Seele des Menschen und der Tiere nach Alter, Geschlecht und Race. Jena 1854.
13. Kückenthal und Ziehen, Ueber das Centralnervensystem der Cetaceen nebst Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns bei Placentaliern. Denkschriften der medicin-naturw. Gesellsch. in Jena 1893. Bd. III. S. 81—198.
14. Krueg, Dr. Julius, Ueber die Furchen auf der Grosshirnrinde der zonoplacentalen Säugetiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXI. S. 595 bis 648.

14a. Langley, The structure of the dogs brain. Journ. of Physiol. Vol. IV.

15. Leuret et Gratiolet, Anatomie comparée du Système nerveux considerée dans ses rapports avec l'intelligence, accompagnée d'un atlas de 32 planches dessinées d'après nature et gravées. Paris 1839—1857.

16. Meynert, Die Windungen der convexen Oberfläche des Vorderhirnes bei Menschen, Affen und Raubtieren. Arch. f. Psych. 1877. Bd. VII. S. 256 bis 286.

17. Mivart St. George, Notes on the cerebral convolutions of the Carnivore in: Journ. Linn. Soc. London 1886. Vol. XIX. p. 1—25.

18. Owen, Richard, On the Anatomy of Cheetah. Transact. of the zool. soc. 1833. Vol. I. p. 133—136. Tab. XX.

19. — On the Anatomy of Vertebrates. London 1868. Vol. III. p. 116—119.

20. Pansch, Beiträge zur Morphologie des Grosshirns der Säugetiere. Morphol. Jahrb. 1879. Bd. V. S. 193—239.

21. — Ueber gleichwertige Regionen am Grosshirn der Carnivoren und Primaten. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1875. Nr. 38. S. 641—645.

22. Rink, Franz, Die Furchen auf der äusseren Fläche des Carnivorengehirnes in: Zool. Jahrb. Abt. Morphol. 1899. Bd. XII. S. 711—744.

23. Serres, Anatomie comparée du cerveau dans les quatre classes des animaux vertébrés, appliqué à la physiologie et à la pathologie du système nerveux. T. I et II avec un atlas de seize planches grand in 4°.

24. Strauss-Dürkheim, Hercule. A. Anatomie descriptive et comparative du chat, type des mammifères en général, et des carnivores en particulier. 2 volumes O. 1020 pages. Paris 1845.

25. Turner, Sir William. Comparison of the convolutions of the Seals and Walrus with those of the Carnivora and of Apes and Man. The Journal of Anat. and Physiol. 1888. Vol. XXII.

26. — The convolutions of the brain. Journ. of Anat. and Physiol. Oktober 1890. Vol. XXV. p. 105—153. 42 Fig.

27. Tiedemann, Icones cerebri simiarum et quorundam mammalium rariorum. Heidelberg 1821. Fol. Taf. III. Fig. 3—5.

28. Wilder, Burt, The brain of the Cat, Felis domestica. 1. Preliminary, Account of the gross Anatomy with 4 pl. in: Proc. Amer. Philos. Soc. Philad. 15. July 1881. Vol. XIX. Nr. 109. p. 524—562.

29. — The outre cerebral fissures of Mammalia (especial carnivora) and the limits of their homology. Papers chiefly anat. pres. at the Portland Meet. of the Amer. Assoc. for the advancement of science. August 1873. Vol. XXII. p. 214—234.

30. Ziehen, Theodor, Zur vergleichenden Anatomie der Hirnwindungen mit specieller Berücksichtigung der Gehirne von Ursus maritimus und Trichechus rosmarus. Anat. Anz. 5. Jahrg. 1890. S. 692—709. 7 Fig.

Sämtliche hier angeführten Werke wurden im Original eingesehen.

Figurenerklärung der Tafeln XIV u. XV.

Alle Figuren sind bei einer Verkleinerung auf $^2/_3$ der natürlichen Grösse angefertigt. Zur Erreichung der genauen Verkürzung wurden als Unterlagen für die Zeichnungen Photographien genommen.

Eine besondere Erklärung verdient noch das etwas abweichende Verhalten der beiden Hemisphären des männlichen Gehirnes. Die Vergleichung derselben (s. Fig. 3 und 4) lässt erkennen, dass die rechte Hemisphäre flacher ist als die linke. Dieser Umstand erklärt sich daraus, dass die Figuren 1—3 hergestellt wurden, als sich die Gehirne noch in ziemlich frischem Zustande befanden, während sie im Laufe der Zeit eine gewisse Abplattung erlitten.

Tafel I.

Fig. 1. Dorsalansicht des Gehirnes eines männlichen Felis leo Africanus.

Fig. 2. Basalansicht des Gehirnes eines männlichen Felis leo Africanus. Der Nervus oculomotorius der rechten Hemisphäre wurde entfernt, um die Blutgefässe besser zur Geltung zu bringen.

Fig. 3. Profilansicht der rechten Hemisphäre desselben Gehirnes.

Fig. 4. Profilansicht der linken Hemisphäre desselben Gehirnes.

Fig. 5. Medialansicht der linken Hemisphäre desselben Gehirnes.

Fig. 6. Basalansicht des Gehirnes des neugeborenen Löwen (Felis leo Africanus).

Fig. 7. Dorsalansicht desselben Gehirnes.

Fig. 8. Profilansicht der rechten Hemisphäre desselben Gehirnes.

Fig. 9. Basalansicht des Gehirnes eines weiblichen Felis leo Africanus.

Fig. 10. Medialansicht desselben Gehirnes.

Tafel II.

Fig. 11. Dorsalansicht desselben Gehirnes.

Fig. 12. Profilansicht der rechten Hemisphäre desselben Gehirnes.

Fig. 13. Profilansicht der linken Hemisphäre desselben Gehirnes.

Bezeichnung der Figuren.

Die Abkürzungen der Furchennamen wurden ausserhalb der Figuren, diejenigen der Windungsnamen innerhalb der Figuren angegeben.

a	Fissura	ansata.
an	„	anterior.
co	„	coronalis.
c	„	cruciata.
cr.m	„	cruciata minor.
d	„	diagonalis.
g	„	genualis.
l	„	lateralis.
ml	„	medilateralis.
p	„	postica.
cp	„	postcruciata.
ps	„	praesylvia.
rh	„	rhinalis.
rh.p	„	rhinalis posterior.
sp	„	splenialis.

sps	Fissura	suprasplenialis.
ss	„	suprasylvia.
ss.p	„	suprasylvia posterior.
s	„	Sylvii.
sy.a	Gyrus	sylviacus anterior.
sy.p	„	„ posterior.
ec.a	„	ectosylvius anterior.
ec.m	„	„ medius.
ec.p	„	„ posterior.
ss	„	suprasylvius.
m	„	marginalis.
g	„	genualis.
sp	„	splenialis.
ps	„	praesylvius.

Von einer Bezeichnung sämtlicher unwesentlicher Windungen in den Figuren wurde Abstand genommen, um das Auge nicht zu stören.

Erklärung der Textfiguren.

Fig. 1. Entspricht der Fig. 18 von Wilder [*29*]; die Buchstabenerklärung gilt ausser für diese Figur auch für die Fig. 3, welche der Fig. 19 des Autors entspricht. Beide sind bis auf $^2/_3$ der Originalgrösse verkleinert. Fig. 1 stammt von Felis leo Asiaticus, Fig. 3 von Felis leo Africanus.

S	Sylvian.	*Es'*	Its posterior branch.
Bs	Basisylvian.	*Esv*	Its ventral branch.
Ps	Presylvian.	*Ss*	Supersylvian.
R	Rhinal.	*Ss'*	Its medial branch.
Er	Ectorhinal.	*L*	Lateral.
F	Frontal.	*L'*	Its medial branch.
C	Coronal.	*El*	Ectolateral.
Es	Ectosylvian.	*Ml*	Medilateral.

Fig. 2. Entspricht der Fig. 6 von Familiant [*6*]; die Buchstabenerklärung gilt ausser für diese Figur auch für die Fig. 7, 8, 11, welche den Fig. 7, 2 und 1 entsprechen. Dieselben sind auf $^2/_3$ der Originalgrösse verkleinert.

co	Sulcus coronalis.	*ss*	Sulcus suprasylvius.
cr	„ cruciatus.	*α*	Vordere Incisur der Mantelkante.
li	Untere Bogenfurche Fiss. anterior (Krueg).	*β*	Hintere „ „ „
		hy	Hypophyse.
li'	Untere Bogenfurche Fiss. postica (Krueg).	*V*	Stumpf des Nervus trigeminus.
		ctr	Corpus trapezoides.
ls	Obere Bogenfurche.	*XX*	Gefässanastomose zwischen der Vertebral- und einem Aestchen der Basilararterie.
ps	Sulcus praesylvius.		
rh	Fiss. rhinalis anterior.		
s	Fossa Sylvii.		

Fig. 3. Siehe die Figurenerklärung zu Fig. 1.

Fig. 4. Entspricht der Fig. 2 von Leuret et Gratiolet [*15*]; die Buchstabenerklärung gilt auch für die Fig. 9, welche der Fig. 1 des Autors entspricht. Beide sind auf $^2/_3$ der Originalgrösse verkleinert.

S	Scissure de Sylvius.	*a*	Nerf abducteur.
AP	Quatre circonvolutions divisées en antérieures [*A*] et en postérieures [*P*].	*f*	„ facial.
		l	„ anditio.
		v	„ vague.
O	Circonvolution orbitaire.	*h*	„ hypoglosse.
s	Nerf spinal.	*1*	Partie moyenne du cervelet.
p	„ pathetique.	*2*	„ latérale.
i	„ facial.	*g*	Nerf glossopharingien.

Fig. 5. Entspricht der Fig. 17 von Meynert [*16*]; auf $^2/_3$ der Originalgrösse verkleinert.

Silberlöwe. Convexität der linken Hemisphäre. *Olf* Riechlappen. *Sr* Sulcus rectus unc Haken. *Ra. Rp* vorderer und hinterer aufsteigender Ast der Sylvischen Spalte. *C. C* Centralspalte, die Furche über arc. III Retrocentralfurche, deren Fortsetzung Operculum. *G. trs* Uebergangswindung. *Cm* vorderer aufsteigender Ast des Sulcus callosomarginalis. *L* Orbitalwindung. L^3 L^2 L^1 L^1 L^2 L^3 Scheitelwindungen und Schläfenwindungen; arc. I, II, III die sie verbindenden Bögen.

Fig. 6. Entspricht der Fig. 28 von Meynert [*16*]; auf $^2/_3$ der Originalgrösse verkleinert.

Linke Hälfte des Gehirnes eines grossen Löwen. *Olf* Riechlappen. *II* Sehnerv unc. Haken. *Fr* Stirnende. *Occ* Hinterhauptsende. *Tm* Schläfenende. *Ra. Rp* vorderer, hinterer aufsteigender Ast der Sylvischen Spalte. *cm* Leurets Querfurche. *C. C* Centralfurche. L^3 L^2 L^1; arc. I, II, III, L^1 L^2 L^3 die Scheitel, Schläfebögen, links von arc. I und II die Katzenwindung.

Fig. 7. Siehe die Figurenerklärung zu Fig. 2.

Fig. 8. Siehe die Figurenerklärung zu Fig. 2.

Fig. 9. Siehe die Figurenerklärung zu Fig. 4.

Fig. 10. Entspricht der Fig. 11 von Rink [*22*]; die Buchstabenerklärung gilt auch für Fig. 18, welche der Fig. 12 des Autors entspricht. Beide Figuren sind auf $^3/_4$ der Originalgrösse verkleinert.

rh	Fiss. rhinalis.	***l***	Fiss. lateralis.
rhp	„ „ posterior.	***a***	„ ansata.
Sy	„ Sylvii.	***co***	„ coronalis.
ps	„ praesylvia.	***f***	„ confinis.
an	„ anterior.	***c***	„ cruciata.
p	„ postica.	***cp***	„ postcruciata.
ss	„ suprasylvia.	***pc***	„ praecruciata.
ssp	„ „ posterior.	***pr***	„ prorea.
ml	„ medilateralis.	***o***	„ olfactoria.

Die in Fig. 18 wiedergegebene Abbildung der rechten Hemisphäre stammt nach Rink von demselben Gehirne, welches in Textfigur 10 dargestellt ist. Die abweichenden Furchenverhältnisse machen es jedoch wahrscheinlich, dass die rechte Profilansicht von einem anderen Exemplar herrührt. Zum Vergleich wurde nur die Dorsalansicht herangezogen.

Fig. 11. Siehe die Figurenerklärung zu Fig. 2.

Fig. 12. Entspricht der Fig. 3 von Tiedemann [27]; auf $^2/_3$ der Originalgrösse verkleinert.

Cerebrum Leonis junioris a facie superiore. *a* Medulla spinalis. *bc* Pars media s. vermis superior cerebelli. *d* Portio vermis superioris versus latus dextrum curvatum, inque vermem inferiorem abiens. *e* Lobuli quidam pecularies. *f* Vermis inferior. *g. g* Lobi cerebelli superiores antici. *h. h* Lobi cerebelli superiores postici. *i. i* Lobi cerebelli inferiores postici.

k.k Hemisphaerium cerebri dextrum, gyrique sulcis a se invicem separati. Tres praecipue gyri longitudinales conspiciuntur. *l.l* Hemisphaerium cerebri sinistrum, eandem gyrorum et sulcorum dispositionem symmetricam monstrans.

Fig. 13. Entspricht der Fig. 264 von Serres [*23*] in Originalgrösse.

1. Moelle épinière.
2. Lobe médian du cervelet.
3. Partie postérieure des hémisphères du même organe.
4. Partie antérieure des hémisphères du cervelet.
5. Circonvolutions de l'hémisphère cérébral postérieur.

6. 7. Circonvolutions supérieures et internes des hémisphères.

8. Circonvolutions moyennes du même organe.

Fig. 14. Entspricht der lateralen Ansicht von Krueg [*14*]; die Buchstabenerklärung gilt ausserdem für die Fig. 16 und 17, welche der medialen und dorsalen Figur des Autors entsprechen. Die Figuren sind in Originalgrösse wiedergegeben.

rh	Fiss. rhinalis.	*ml*	Fiss. medilateralis.
rhp	„ „ posterior.	*an*	„ anterior.
sp	„ splenialis.	*p*	„ postica.
S	„ Sylvii.	*sps*	„ suprasplenialis.
ss	„ Suprasylvia.	*spp*	„ postsplenialis.
c	„ cruciata.	*g*	„ genualis.
ps	„ praesylvia.	*o*	„ olfactoria.
co	„ coronalis.	*pr*	„ prorea.
a	„ ansata.	*cp*	„ postcruciata.
l	„ lateralis.	*pc*	„ praecruciata.
ssp	„ suprasylvia posterior.		

Fig. 15. Entspricht der Fig. 5 von Tiedemann [27]; auf $^2/_3$ der Originalgrösse verkleinert.

Sectionem verticalem cerebri Leonis ostendit. *a* Medulla spinalis. *b* Ventriculus quartus. *c* Massa medullaris. *d* Pons Varoli dissectus. *e* Crus cerebri. *f* Eminentia candicans. *h* Chiasma nervorum opticorum dissectum. *i* Nervus opticus. *k* Corpora quadrigemina. *l* Canalis cerebri medius vulgo aquaeductus Sylvii. *m* Conarium. *n* Commissura cerebri posterior. *o* Colliculus opticus. *p* Crus fornicis anterius s. ascendens. *q* Lamina dextra septimedullaris. *r* Commissura cerebri anterior dissecta. *s.s* Corpus callosum. *t.t* Faries interna hemisphaerii dextri gyris et sulcis notati. *u* Processus mammillaris.

Fig. 16. Siehe die Figurenerklärung zu Fig. 14.

Fig. 17. Siehe die Figurenerklärung zu Fig. 14.

Fig. 18. Siehe die Figurenerklärung zu Fig. 10.

Fig. 19. Entspricht der Fig. 8 von Meynert [*16*]; auf $^2/_3$ der Originalgrösse verkleinert.

Mediale Fläche des linken Vorderhirnes eines Silberlöwen. *Th* Sehhügel. *S* Septum pellucidum. *Trb* Balken. *Ca* Vordere Commissur

ll Chiasma. *Gf* Gyrus fornicatus. *unc* Haken. L^3 Stirnwindungen der medialen Fläche. *Scm* Sulcus callosomarginalis. Vorderer Teil der Randfurche, nach Schmidt.

Fig. 20. Entspricht der Fig. 4 von Tiedemann [*27*]; auf $^2/_3$ der Originalgrösse verkleinert.

Cerebrum Leonis e cranio exemptum et inversum exhibet, addito nervorum exortu. *a* Dissectio medullae spinalis. In media parte conspicitur substantia cinerea. *b* Locus ubi corpora pyramidalia emergunt. *cc* Pyramides versus nodum encephali procedentes, quae sunt continuationes crurum medullae spinalis anteriorum et internorum. Per nodum encephali migrant inque crura cerebri abeunt. *dd* Crura medullae spinalis antica et externa, seu olivaria ad corpora quadrigemina ascendentia. Olivas facie externa non vidi, attamen in parte inferiori corpore dentata s. serrata conspexi. *ee* Corpora trapezoidea magnitudine insignia. *f* Encephali nodus, tractusque medullares transversi e cerebello descendentes. In media parte conspicitur sulcus pro recipienda arteria basiliari. *gg* Cerebelli lobi inferiores antici. *ff* Cerebelli lobi inferiores postici. *hh* Lobuli parvi cerebelli, qui flocci dicuntur. *ii* Crura cerebri. *k* Hypophysis cerebri. *ll* Eminentiae candicantes unam massam constituentes. *mm* Lobi cerebri anteriores gyris et sulcis notati. *nn* Lobi cerebri medii. *oo* Prominentiae quaedam s. colles, quas Malacarne protuberantias restiformes, celeberr. Treviranus autem pyriformes vocati. *pp* Radices externae nervorum olfactorum vel processuum mammillarium. *qq* Radices internae processuum mammillarium. *rr* Striae albicantes. *rr* Bulbi nervorum olfactui inservientium vel processuum mammillarium. *2. 2* Nervi optici maximi. *3. 3* Nervi tertii s. oculomotorii. *4. 4* Nervi quarti s. trochleares. *5. 5* Nervi quinti. *6. 6* Nervi sexti. *7. 7* Nervi faciales. *8. 8* Nervi anditorii. *9. 9* Nervi glossopharyngei. *10. 10* Nervi vagi. *11. 11* Nervi hypoglossi s. linguales medii. *12. 12* Nervi ad par vagum accessorii. *13. 13* Par primum cervicis.

Fig. 21. Entspricht der Fig. 266 von Serves [*23*] in Originalgrösse.

Base de l'encéphale du lion (Felis leo). *A* Pyramide antérieure. *O* Corps olivaires. *T* Trapèze de la moelle allongée. *P* Protubérance annulaire. *H* Lobe de l'hippocampe. *G* Lobe sphénoidal. *K* Partie postérieure de l'hémisphère. *S* Scissure de Sylvius. *R* Champ olfactif. *X* Racine externe du nerf olfactiv. *Y* Racine interne du même nerf. *E* Lobule olfactif. *F* Partie antérieure de l'hémisphère cérébral.



(From the Physiological Laboratory, University of Edinburgh.)

Secondary Degeneration following Unilateral Lesions of the Cerebral Motor Cortex.

By

Sutherland Simpson, M. D.; B. Sc.

(With Plates XVI, XVII and 5 Figures in the Text.)

The following paper[1]), which in a more extended form was submitted for the degree of M. D. of the University of Edinburgh last July contains a record of the results of a number of experiments. performed on cats and monkeys. The research was undertaken at the suggestion of Professor Schäfer, to whom I am much indebted for advice and assistance during its prosecution, and its primary object was to determine the path pursued by the fibres of the pyramidal tract, in their course from the cerebral motor cortex to their termination in the lower levels of the brain and spinal cord, but more particularly their mode of ending in relation to the nuclei of the cranial motor nerves in the mesencephalon, pons, and medulla oblongata. Although this — the motor path — has been more carefully investigated, and is probably better understood than any other tract or path in the central nervous system. still much remains to be discovered concerning it, more especially with regard to its terminal connections. In his book on "The Nervous System" (1900) Barker [1] says: — "The exact place where the fibres

[1]) An abstract of this paper was read before the Physiological Society on July 20th 1901 and published in the Journal of Physiology. Vol. XXVII. Nr. 142. p. 10.

for these nuclei" (cranial motor nuclei) "leave the main bundles" (of the pyramidal tract) "and the exact path which they follow to the nuclei have not as yet been fully determined." . . . . . "The statement that nerve fibres from these bundles do pass to these nuclei is based mainly, but not solely, upon clinical experience, physiological experiment, and analogy." That is to say, the anatomical connections of the fibres of the pyramidal tract with the cells of the anterior cornua of the spinal cord and of the cranial motor nuclei have never yet been satisfactorily established, and it was with the object of throwing some light, if possible, on this subject that the work embodied in the present paper was undertaken.

Method of Research.

In that part of the research the results of which are contained in this communication, sixteen cats and two monkeys were experimented upon, and in all these an attempt was made to divide the projection fibres arising from the left motor cortex in its whole extent. In other cases, in animals of the same species, partial cortical motor lesions were made, but all the material has not yet been examined, and of these the results will be given later when the whole research is completed. In one case Professor Schäfer was good enough to place at my disposal the brain and spinal cord of a dog in which, in the course of another investigation, he had made a lesion in the left motor cortex so that I might have an opportunity of examining the secondary degeneration resulting therefrom.

Operative Procedure. In each case the animal was fully anaesthetised with ether before the operation was begun, and was kept under the influence of the anaesthetic until it was completed and the wound closed and dressed. The hair was cut short and then shaved off the left side of the skull. A skin flap was reflected and a small trephine opening made through the bone as nearly as possible over the area of the brain which it was desired to expose; this opening was then enlarged with bone forceps, and the dura reflected so as to expose the surface of the brain.

In each of the sixteen cats used the lesion was practically the

same, so that a description of one will suffice for all. It was confined to the left cerebral hemisphere, the object being to divide all the projection fibres arising from the motor cortex in their passage through the corona radiata, and not to injure at all the basal ganglia. After all haemorrhage from the bone had been arrested, sheathed platinum electrodes were applied to the exposed cortex, and the motor area localised by stimulation with a fairly weak faradic current. Without going into details, this was found to be situated in the sigmoid gyrus (around the crucial sulcus) and the anterior portions of the first, second and third convolutions. In the earlier operations, and until some practice had been gained, a formol-hardened brain was kept at hand in order that the convolutions and fissures in the living brain might be the more easily identified. Having localised the area, a fine blunt-pointed bistoury was pushed obliquely downwards and forwards through the grey matter, to the depth of about three quarters of an inch into the white matter, close to the supero-mesial border of the hemisphere, and from one eighth to one fourth of an inch behind the posterior limit of the motor area; it was then carried outwards across the anterior portions of the 1st, 2nd and 3^{d} convolutions almost to the lateral border of the hemisphere, and in this way a deep incision was made cutting across all projection fibres from the motor cortex of the left hemisphere (see fig. 1). The depth of the incision was always gauged on a formol hardened brain before the knife was pushed into the living brain, and care was taken to avoid injury to the large vessels at the base. After the bleeding had completely stopped, the dura was replaced, the skin wound closed with horse hair sutures, and then covered with antiseptic gauze and sealed with collodion.



Fig. 1.
Brain of cat (natural size). — Left front view, to show how lesions were made.

In the case of the monkeys an incision was made behind the posterior limit of the motor area on the left side, as in the cats, i. e.

along the posterior border of the ascending parietal convolution from the supero-mesial border of the hemisphere down almost to the fissure of Sylvius. The knife was pushed downwards and forwards into the corona radiata in a slanting direction, and in this way the whole left motor area was "under-cut". This method of "under-cutting" the motor area, instead of completely extirpating it, was adopted in order to avoid, as far as possible, any serious functional disturbance of the hemisphere, vascular or mechanical, with a view to determine the effects produced upon sensation by a lesion limited to the Rolandic cortex. The operations were conducted with the strictest aseptic and antiseptic precautions, and in every case the wounds healed by first intention.

The animals were allowed to live for a period ranging from two to five weeks after the operation, during which time the symptoms exhibited by them were carefully observed and recorded. They were then killed by an overdose of chloroform, the brain and spinal cord was removed, and those parts which were to be examined for degeneration were put into Müller's fluid, the rest being kept in $5^0/_0$ formol. In the later cases the whole brain and cord was fixed in formol, but for Marchi's method fixation in formol was found to give results not altogether satisfactory.

Histological Technique. The method most frequently employed, and finally adopted as better than any other, was that of Marchi slightly modified. After partially hardening the brain or cord in Müller's fluid or a $2^0/_0$ potassium bichromate solution for ten days, it was cut into thin slices — not more than $^1/_{16}$th or $^1/_8$th inch thick — and placed in Marchi's fluid (Müller's fluid 2 parts, $1^0/_0$ osmic acid solution 1 part) for other ten days. If large excess is used (not less than twenty times the volume of the tissue) it is not necessary to change the fluid. Ground glass stoppered bottles perfectly air-tight must be employed to prevent evaporation of the osmic acid, and these should be kept in the dark to prevent its decomposition.

With a view to increase the penetrating power of the osmic acid, Orr [2] recommends as a substitute for Marchi's fluid a mixture of osmic and acetic acids, and in order to increase its rapidity of action

Vassale [3] adds to Marchi's solution a small quantity of nitric acid. Both these modifications were tried, but in my hands neither of them has been very successful. My best results have been obtained either with old fluid (i. e. fluid which has been used over and over again), to which a little fresh osmic acid was added from time to time, or by using Marchi's solution prepared from Müller's fluid in which some brain tissue had been immersed for several months previously, a method adopted by Hamilton [*31*] in staining sections. Either of these, I am convinced, will reveal fine degeneration where the freshly prepared Marchi fluid will fail to do so.

Methods of testing effects of lesion on motion and sensation.

In testing the motor and sensory symptoms which followed from the lesions, the method adopted was as follows: — If the animal was tame and quiet, it was taken out of the cage and allowed to move about the room, when its general attitude and mode of walking were observed. In the case of monkeys the manner in which they used their limbs in climbing was noted. To test voluntary power in the arms, the animal (monkey) was offered a small piece of banana or apple, or, a few currants were placed upon the floor within its reach. and its ability or inability to take or pick up these was noted. In the case of the hind limbs, the animal was lifted up, and gently swung towards the wire-netting of the cage, or dropped towards (but not on to) the floor. If the animal possesses the power of voluntarily moving its limbs, both are extended towards the cage or floor, but if voluntary power is absent in one or other of the limbs there is no such movement of that limb. With an animal suspended in this way the paralysed limb hangs pendulous while the non-paralysed limbs are usually drawn up somewhat. Voluntary power is much more easily tested in the monkey than in the cat, but when the latter is suddenly dropped towards the floor (on all fours) there may be no movement of the non-paralysed limb or limbs as a whole, but in the normal animal the toes are always extended and spread out as the foot approaches the floor, i. e. an attempt is made to catch the floor. No such movement of the toes, however, is observed in a paralysed

limb. To test the *grasping power* (in monkeys) a small stick, or preferably the observer's finger, was held out to the animal, and its power of *hanging on* to any object which it had seized, such as the wire netting of the cage, was also noted.

In testing *general sensibility* the part to be examined was touched or stroked lightly (not pricked) with a needle at the end of a long stick, while the attention of the animal was attracted by another person, so that it might not *see* that it was being touched. If tactile sensation is not impaired the animal looks round and withdraws the limb, or indicates by some gesture that it feels the touch. To test whether pain was felt it was pricked with the needle. The plan generally adopted was to test for pain first, for after an animal has been pricked once or twice, it responds more readily to a simple touch probably from apprehension of a prick. The "clip-test" introduced by Schiff, and relied on by Mott [*4*] and others, was also employed, but as pointed out by Schäfer [*5*], it is misleading, and want of response to this test indicates motor rather than sensory paralysis. If a steel clip is applied to the skin while the animal does not see what is being done, an attempt will be made instantly to remove it from a sound limb, but if the limb is paralysed no notice may be taken of it. Often it was found that an animal would respond to a simple touch, while it would take no notice of a clip.

In examining as to whether the sensations of heat and cold were affected, the animal was suspended in a sling-jacket, and when perfectly quiet, a vessel containing hot or cold water was brought up underneath it until the fingers or toes dipped into the water. If sensation was present the limb was withdrawn, or if there was voluntary paralysis of that limb the animal indicated by struggling or otherwise that it felt the hot or cold water. It was found in every case that the animal responded when hot water was applied to the foot or hand, but on the paralysed side the sensation was often delayed for a surprisingly long time, — in some cases as long at twenty seconds. The knee-jerks were tested in the usual way. The temperature of the rectum, axilla, anticubital fossa, groin and popliteal space was taken from time to time, and the condition of the pupils and of vis-

ual sensation, more especially with regard to hemiopia, was also examined. The animal was weighed at regular intervals to test the effect of the operation on its general condition. The results of each examination were recorded on a chart *at the time the observations were made;* these charts were preserved along with the notes of the case, and from them the symptoms are briefly summarised.

Results of Experiments. — Physiological and Anatomical. Cat.

Lesion — Naked-eye Appearances. When the animal was killed and the brain removed, and again after it had been partially hardened in Müller's fluid or formol, the position and extent of the lesion were noted and photographs of the brain were taken. On slicing away the anterior portion of the hemisphere, the gross effects of the lesion could be seen in most of the cases as a reddish-brown patch due to blood extravasation, and the depth to which this extended in the corona radiata could easily be made out. In every case the dura mater was found to be adherent to the surface of the cortex over the sigmoid gyrus and to a greater or less extent of the anterior extremities of the 1st, 2nd and 3rd convolutions on the left side. In one case the mesial surface of the posterior limb of the sigmoid gyrus on the right side was injured. On tracing the lesion backwards into the corona radiata it was found, in two cases, to have involved the head of the caudate nucleus to a slight extent, but in no case was any injury done to the optic thalamus, and in none of the other fourteen cases did the lesion extend as far as the caudate nucleus.

Symptoms resulting from Operation. These were found to vary considerably in the different cases, more especially with regard to the disturbances of sensation. In every case the production of the lesion was followed by motor paralysis of the right limbs. This was quickly recovered from as regards the "associated movements" of walking, running etc. The animals were not examined, as a rule, until the second day after the operation when the effects of the anaesthetic and of the shock had completely passed off, and then, when removed from the cage and allowed to walk about the room they stumbled or fell towards the right side, and when made to jump down from a table

on to the floor they always fell over on the right shoulder. This defect in walking and jumping soon disappeared and within a week, as a rule, no lameness could be detected.

Inability to perform purely voluntary, isolated or unassociated movements persisted much longer, and in several cases this power was not restored before the animals were killed, but in most of the cases where there was a powerful incentive, purely voluntary movements could be performed. If, for example, while food was presented to a cat it was prevented from getting at it with its month or left fore-paw it would stretch out and catch the food with its right (paralysed) paw. Under ordinary circumstances, however, it preferred to use the left paw.

The effects on sensation varied greatly. Tactile sensibility was absent at first in eight of the cases; it was present, but delayed, in two cases; in four cases it did not seem to be interfered with, while in one case there was slight and in another distinct hyperaesthesia on the right side, — the slightest touch of a needle was perceived more readily on the right side than on the left, although the motor paralysis was as marked in these as in any of the other cases. The sensory paralysis passed off much earlier than the motor paralysis, most frequently lasting only three or four days after the operation. In four cases, while the light touch of a needle was felt on both right limbs, the "clip-test" called forth no response on the paralysed side, so that if one had judged by this test alone, one would have come to the conclusion that these animals did not feel tactile impressions. The cold-water test was applied in thirteen cases, and in eight of these there was response at once, while in the other five ice-cold water did not appear to be felt. As is well known, cats are particularly sensitive to cold water applied to their feet. In every case there was reaction to hot water (57° C. — uncomfortably hot for the hand), but often only after a delay of several seconds, and then the animal would appear suddenly to feel it to be very painful. When either hot or cold water was applied to the feet on the left side they were instantly withdrawn, but water at 57° C. did not seem to cause pain as it did on the right side. The knee-jerk was usually

exaggerated on the right side, but in one case it was absent. In the cases in which observations were made, the temperature of the paralysed limbs was from ·5°—1° J. lower than that of the opposite side at first, but in one case it was higher. In four cases there was right homonymous hemianopsia. In two of these, this had disappeared within a week, but in Cats IV and VII it lasted as long as the animals were allowed to live, — 17 and 23 days after the operation respectively. In neither of these cases did the lesion involve the basal ganglia. A photograph of the brain of Cat IV shows the area of cortex to which the dura mater was adherent and the extension of the lesion backwards into the corona radiata (see fig. 2).

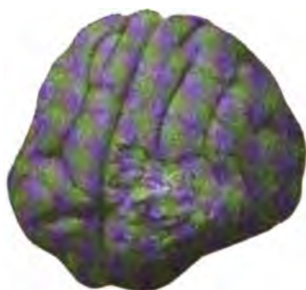


Fig. 2a.
Brain of cat (natural size) to show naked eye appearances. Left front surface view.

Secondary Degeneration. In only two cases — Cat III and Cat VI — was any part of the brain in front of the mesencephalon

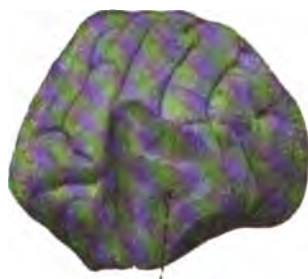


Fig. 2b.



Fig. 2c.

Brain of cat (natural size) to show naked eye appearances. 2b) After anterior part of left cerebral hemisphere has been sliced away. 2c) After a second slice has been removed — the lesion does not extend to the plane of this section.

prepared by the Marchi method. In Cat III coronal sections through the thalamencephalon show degenerated fibres scattered over about the middle $^3/_5$th of the internal capsule on the left side; from this area a few degenerated fibres can be seen passing into the optic thalamus, and these latter are most abundant in the sections taken most

posteriorly (i. e. nearest the mesencephalon). There is a slight amount of fine degeneration in the grey matter of the thalamus, also most abundant posteriorly. Longitudinally cut degenerated fibres are seen passing through the corpus callosum and radiating outwards into the centrum semiovale of the right hemisphere, but no degeneration can be made out in the right internal capsule.

In Cat VI in coronal sections through the middle of the optic thalamus the bundles of the left internal capsule contain numerous uniformly scattered, transversely cut, degenerated fibres, except at the superior (posterior in man) extremity which is free from degeneration. A slight amount of fine degeneration is present in the optic thalamus just mesial to the internal capsule. No degenerated fibres cross in the corpus callosum at this level (sections more anteriorly were not examined), but a considerable number are visible in bundles in the inferior (anterior) part of the right internal capsule. (On examining the brain of this animal post-mortem, the mesial surface of the posterior limb of the right sigmoid gyrus was found to be damaged; this would account for the degenerated fibres in the right internal capsule). In sections through the posterior part of the thalamencephalon the left internal capsule (now becoming compacted to form the crusta) shows marked degeneration, and from its anterior portion many fibres can be seen streaming into the grey matter of the subthalamic region and corpus albicans of the same side. Similar fibres are given off from the inferior or mesial portion of the right internal capsule to end in a corresponding manner on that side. The degenerated fibres on the right side are traceable to the anterior portion of the mesencephalon, at which level they occupy a small area about the middle of the right crusta from which many fibres pass into the substantia nigra. In sections posterior to this there is no trace of any degeneration in the right crusta.

In the above two, and in all the remaining fourteen animals, the whole brain behind the thalamencephalon (including mesencephalon, pons and medulla oblongata) cut into thin slices, and segments from the cervical, dorsal, lumbar and sacral regions of the spinal cord were prepared by the Marchi method.

In transverse sections of the mid-brain through the anterior corpora quadrigemina the left crusta is found to be studded with degenerated fibres over its whole area, with the exception of a thin zone along its ventral border which is, in some cases, almost free from degeneration. At this level also the lateral extremity of the crusta is either free from or contains very few degenerated fibres. Numerous degenerated fibres pass backwards from the crusta through the substantia nigra, into and through the tegmentum towards the anterior corpus quadrigeminum of the same side, and in many cases they can be traced to the grey matter of that corpus in which they appear to end; in one or two of the cases a few are seen to curve round close to the posterior (superior) surface, and crossing in the roof of the aqueduct, to become lost in the quadrigeminal body of the opposite side see (fig. 1 pl. XVI). These fibres are present more or less numerously in all the cats experimented upon with two exceptions. In only one or two cases are any fibres seen to enter the grey matter around the Sylvian aqueduct, and these do not appear to end there but to be continued through the lateral portion of it in their course towards the anterior corpora quadrigemina. In most of the cases throughout the whole of the mesencephalon there is a varying amount of fine degeneration in the grey matter of the substantia nigra posterior to the degenerated crusta. In sections of the posterior part of the mesencephalon (through the posterior corpora quadrigemina) the left crusta is degenerated throughout its whole extent, no anterolateral marginal zone being free as is the case at a higher level. In one or two instances a few fibres pass backwards from the outer extremity of the degenerated crusta into the tegmentum but they can not be traced to any distance, — none can be traced to the post. corp. quad.

Transverse sections at different levels in the pons Varolii show the pyramidal bundles on the left side to be filled with degenerated fibres, — coarse, medium, and fine. In some of the cases a few scattered fibres are seen in the lateral portion of the mesial fillet, behind the degenerated pyramidal bundles. There is very abundant fine degeneration scattered amongst the cells of the nuclei pontis lateral,

anterior and mesial to the pyramidal bundles. This fine degeneration stops abruptly at the middle line, none is visible on the opposite side (see fig. 2. pl. XVI). It is present in every case, and often exceedingly abundant. (Fine degeneration is usually interpreted as terminal degeneration, i. e. the degeneration of collateral or terminal fibres.) No fibres are seen to pass backwards from the pontine pyramidal bundles towards the grey matter of the floor of the 4th ventricle as had been observed from the crusta in the mid-brain, and no fine degeneration is present in that grey matter.

In the lower levels of the pons after the pontine bundles have re-united to form the anterior pyramid (in the cat the anterior pyramids are formed and come to the surface in the lower part of the pons) a few fibres begin to leave the posterior aspect of the degenerated pyramid. Most of these cross the median raphe and are lost amongst the internal arcuate fibres of the formatio reticularis of the opposite (right) side, while some disappear in that of the same side. Similar fibres continue to pass backwards from the degenerated pyramid throughout its whole extent in the bulb until the upper extremity of the true pyramidal decussation is reached. They run, not towards the grey matter in the floor of the 4th ventricle, or around the central canal in the lower or closed part of the medulla, but more lateralwards towards the base of the substantia gelatinosa of Rolando, and they cannot be traced far into the formatio reticularis. No fine degeneration is seen in the grey matter of the floor of the 4th ventricle, in any part of the medulla oblongata, although this was carefully looked for, more especially in the region of the hypoglossal nucleus. Some large pigmented cells, in one or two cases, are present in the hypoglossal nucleus on each side, but this pigmentation, which is not uncommon in the large motor cells of the cat, can easily be distinguished from degeneration by examination with the high power. In many of the cases a few degenerated fibres can be seen, cut transversely, situated in the formatio reticularis, anterior and internal to the base of the substantia gelatinosa of Rolando on the right (opposite) side. These occupy in the upper part of the medulla relatively the position of the crossed (heterolateral) pyramidal fibres in the lower

part, and of the crossed pyramidal tract in the spinal cord. When the motor decussation proper is reached, bundles of fibres are observed to come off from the postero-internal angle of the degenerated pyramid, and after crossing the middle line, to pass backwards towards the lateral portion of the grey matter around the central canal, and then to curve more outwards and become lost as they turn caudalwards in their passage towards the lateral column (crossed pyramidal tract) of the spinal cord. I have seen very few fibres passing in a similar direction from the degenerated pyramid towards the same side (homolateral) until the middle of the decussation is reached, and from this level downwards these homolateral fibres increase in number (fig. 5. pl. XVI). Redlich [*6*] says these homolateral fibres come off in greatest abundance from the middle $^{2}/_{4}{}^{\text{ths}}$ of the decussation. When this region of the medulla oblongata (pyramidal decussation) is cut serially, they are missed in several consecutive sections and then appear again. This is due to the fact that they come off in small bundles comparatively widely separated from each other vertically. The ratio between the decussating and non-decussating fibres vary considerably in the different animals, but the relative numbers can only be known by counting the fibres on each side in sections through the upper cervical cord, and not by comparing the two sides in any one section through the decussation. Down to the level of the pyramidal decussation a few black dots had been observed in transverse sections of the pyramidal tract of the side opposite to the lesion in several of the earlier animals, but whether these represent degenerated fibres or are merely accidental it is difficult to be certain. In material prepared later in the research when more experience had been gained in the technique, the degeneration was almost invariably wholly unilateral down to the level of the decussation.

In the cervical region of the spinal cord the degenerated crossed pyramidal tract occupies a comparatively small rounded area (relatively much smaller than in the monkey) in the posterior part of the right lateral column, close to the antero-lateral aspect of the posterior horn, and not reaching the margin of the section. From this tract, in many of the cases, a few degenerated fibres are seen to pass in to-

wards the base of the posterior horn and a varying amount of fine degeneration is present in the grey matter of this region (fig. 4. pl. XVII). A few homolateral or uncrossed degenerated fibres, varying in number in the different animals, occupy a corresponding position in the lateral column on the side of the lesion. In the dorsal, lumbar and sacral regions (figs. 5 and 6. pl. XVII), (beyond the 4th sacral segment no section was examined) fibres representing both direct and crossed lateral pyramidal tracts are present in gradually diminishing numbers. In most of the cases the direct lateral pyramidal tract (homolateral fibres) is still represented at the level of the 4th sacral segment. In sections through the lumbar enlargement a few fibres can be made out on the right side passing from the degenerated crossed pyramidal tract into the grey matter at the base of the posterior horn. In no case was there any evidence of a direct (anterior) pyramidal tract.

I had intended to count the degenerated fibres at different levels in order to find out in what regions throughout the brain and spinal cord they disappear in greatest number, but on making the attempt I found that the time and means at my disposal would not admit of this being done with any degree of accuracy.

Dog.

Lesion. A description of the lesion and the symptoms following, it in the dog examined by me, are given by Professor Schäfer in the Proceedings of the Physiological Society, Jan. 26th 1901. It is as follows: — "In the dog experimented on, a cut 5—7 mm deep was made well around the sigmoid gyrus. The result of this was to produce paralysis for voluntary motion (inability to hold a bone, awkwardness in walking) and blunted sensibility on the opposite side, and also at first homonymous hemianopsia, which however had disappeared by the 5th day. The animal was killed one month after the operation; the circumsected area gave no result on stimulation."

Secondary Degeneration. Coronal sections through the posterior part of the optic thalamus and internal capsule show the bundles of the internal capsule on the left side markedly degenerated throughout its middle three-fifths, and from these bundles fibres pass into the grey

matter of the optic thalamus in the outer or lateral half of which they appear to terminate, and there is a considerable amount of fine degeneration in this region of the thalamus. The internal capsule on the opposite side is quite free from degeneration as also is the grey matter of the optic thalamus of that side. In sections taken more posteriorly through the subthalamic region the same fine degeneration is seen in the grey matter on the left side with fibres passing into it from the internal capsule.

In the upper levels of the mesencephalon the left crusta shows extensive degeneration which does not involve its lateral and mesial extremities. Several detached bundles of degenerated fibres, cut transversely, seem to be passing downwards in the substantia nigra lying behind the left crusta, and there is a slight amount of fine degeneration scattered amongst the grey matter of the substantia nigra. No fibres can be made out passing backwards into the tegmentum, as was the case in most of the cats examined. No fine degeneration is visible in the central grey matter or in that of the anterior corpora quadrigemina.

In sections through the upper, middle, and lower levels of the pons the pyramidal bundles on the left side are extensively degenerated, and all around these, but more especially on the mesial and antero-lateral aspects, there is very abundant fine degeneration amongst the cells of the nuclei pontis. This fine degeneration is exceedingly well marked in the dog (figs. 7 and 8. pl. XVI). In the medulla oblongata above the pyramidal decussation, as in the cat, a few fibres are seen to leave the posterior aspect of the degenerated pyramid; some crossing the median raphe are soon lost amongst the internal arcuate fibres of the opposite side, while a very few disappear in the formatio reticularis of the same side. In sections through the pyramidal decussation crossed (heterolateral) and uncrossed (homolateral) bundles come off from the degenerated pyramid and curve backwards and outwards through the central grey matter towards the lateral columns of the opposite and of the same side respectively, to take up a position corresponding to that of the lateral column in the spinal cord. The homolateral fibres are only seen in small fasciculi in sections

through the lower half of the decussation; above that level they consist of isolated fibres.

In the spinal cord sections through the 1st cervical segment show the degenerated crossed pyramidal tract occupying a rounded area in the posterior part of the right lateral column, in close contact with the lateral border of the posterior horn and well removed from the periphery of the section. One or two detached bundles are seen within the grey matter at the base of the posterior horn. There is a considerable number of degenerated fibres scattered throughout an area on the left side corresponding to that of the crossed pyramidal tract on the right. Neither at this nor at any other level of the spinal cord is there any trace of a direct (anterior) pyramidal tract. In sections through the 6th cervical segment the right crossed pyramidal tract occupies a comparatively small rounded area in the posterior part of the lateral column, but it does not reach the posterior horn and there is a considerable space between it and the margin of the section free from degeneration. About a dozen degenerated fibres can be counted in the crossed pyramidal tract on the left side. In the mid-dorsal region and at the level of the 3rd lumbar segment the crossed and direct lateral pyramidal tracts are visible, the number of fibres in each gradually diminishing. In all the regions of the cord examined the crossed pyramidal tract occupies a comparatively small area but this may possibly be due to the lesion not having involved all the cortico-spinal fibres. In the lumbar region some fine degeneration is present at the base of the posterior horn on the right side.

Monkey. Case I. Macacus Rhœsus. Male. Lesion. This was produced as already described, and was found to involve the whole left Rolandic area. The animal was killed 31 days after the operation.

Symptoms during Life. There was loss of voluntary power in both right limbs; the grasping power was feeble and there was marked right sided weakness in walking and climbing. The lameness gradually disappeared after the first few days, but true voluntary power did not return. Tactile sensibility was present from the first in the right arm, but absent in the right leg, and a pin prick appeared to cause pain in both right limbs. Until the 12th day after the oper-

ation no notice was taken when cold water was applied to the right hand or foot, although when applied on the left side the limbs were withdrawn at once. Water at 57° C. was aways felt, but in the case of the right foot only after a delay of 6 seconds. There was no hemiopia.

Secondary Degeneration. Coronal sections were made through the thalamencephalon about the middle of the optic thalamus, but as these had been imperfectly penetrated by the osmic acid, the amount of degeneration in the internal capsule can not be properly estimated. There is, however, mesial to the capsule, in the lateral part of the grey matter of the thalamus very extensive fine degeneration.

In the midbrain the left crusta contains degenerated fibres studded uniformly over its middle three-fifths, the lateral and mesial fifths being practically free from degeneration. There is a slight amount of fine degeneration in the substantia nigra of the same side. No fibres are seen passing backwards from the left crusta into the tegmentum either towards the anterior corpora quadrigemina or towards the central grey matter. The cells of the 3rd nucleus are well seen on each side but no fine degeneration is visible amongst them.

Throughout the pons at the various levels, as in the cats and dog examined, there is a large amount of fine degeneration scattered around the pyramidal bundles on the left side; this is most marked on their mesial aspect and is strictly limited to the left side, none being visible across the middle line (figs. 9 and 10. pl. XVI). The bundles of the pyramidal tract on the left side contain very thickly scattered degenerated fibres, which however, are less abundant in the more laterally placed bundles than in the rest.

In the upper parts of the medulla oblongata a few fibres can be seen coming off from the degenerated left pyramid and passing into the formatio reticularis of the opposite and of the same side; these are directed not backwards towards the grey matter occupying the floor of the 4th ventricle but more lateralwards as in the cat and dog (fig. 11. pl. XVI). A few transversely cut fibres are seen on the right side near the base of the tubercle of Rolando. Sections through the upper levels of the decussation show a few bundles of degenerated

fibres coming off from the left pyramid, crossing the median raphe and then intermingling with bundles of normal fibres from the opposite pyramid; they disappear amongst the internal arcuate fibres on the right side close to the middle line. No homolateral fibres are visible at this level. About the middle of the decussation the pyramid has become much reduced in size, and large bundles of degenerate fibres cross the middle line to interlace with similar bundles from the normal (right) pyramid. Numerous large fasciculi of degenerated fibres cut transversely are situated within the grey matter between the base of the substantia gelatinosa of Rolando and the lateral nucleus on the right side. These consist of fibres which have crossed at a higher level and are now descending to reach the lateral column of the spinal cord, there to form the right crossed pyramidal tract. A very few homolateral fibres are seen passing towards the crossed pyramidal tract of the same side; these are more abundant in sections through the lower levels of the decussation (figs. 12 and 13. pl. XVII). At the level of the second cervical segment of the spinal cord the ratio of crossed to uncrossed fibres is about 100:1.

In sections through the 6th cervical segment of the spinal cord the right crossed pyramidal tract appears as a wedge-shaped area crowded with degenerated fibres, quite unlike the rounded area in the cat and dog, and absolutely, and relatively to the rest of the lateral column, much larger. The direct cerebellar tract lying between it and the margin of the section contains here and there a degenerated fibre but it is practically free from degeneration (fig. 14. pl. XVII). From the inner border of the right crossed pyramidal tract a few fibres, cut obliquely, can be seen passing towards the base of the posterior horn, and a considerable amount of fine degeneration can be made out in the grey matter at the base of the posterior horn, while none is visible in any other part of the grey matter. A few homolateral fibres are present in the lateral column of the left side. About the mid-dorsal region the right crossed pyramidal tract, now considerably reduced in size, extends nearly to the margin of the lateral column, the direct cerebellar tract having almost disappeared at this level. No fibres are seen entering the grey matter (fig. 15. pl. XVII). There are fewer

homolateral fibres than in the cervical region. At the 4th lumbar segment a few fibres can be traced from the degenerated pyramidal tract into the grey matter at the base of the posterior horn, and in this grey matter there is a small amount of fine degeneration. From ten to twenty homolateral degenerated fibres are visible on the left side (fig. 16. pl. XVII). A section passing through the 4th sacral segment (fig. 17. pl. XVII) contains 25 crossed (heterolateral) and 4 or 5 uncrossed (homolateral) pyramidal fibres. There is no evidence of a direct (anterior) pyramidal tract anywhere in the spinal cord.

Case II. Macacus Rhœsus. Male. Lesion. The whole of the left motor area was "under-cut" as in the last case and by a similar operation.

Symptoms. Following the operation there was conjugate deviation of the head and eyes to the left which disappeared after the first day. There was right-sided motor and sensory (tactile) paralysis and right homonymous hemianopsia. (I have no record as to how long these symptoms lasted.) The animal was killed 16 days after the operation.

Secondary Degeneration. In the mid-brain the left crusta is degenerated in its middle $^{3}/_{5}$ths the mesial and lateral portions being free, but no fibres can be traced into the tegmentum as in the case of most of the cats examined. There is a considerable amount of fine degeneration in the substantia nigra of the same side. In the pons there is fine degeneration in the region of the nuclei pontis around the degenerate pyramidal bundles on the left side. Sections through the different levels of bulb and spinal cord closely correspond to those already described in Monkey I. This was the first material which I had stained by the Marchi method, and in sections of all the regions below the mid-brain there was a general precipitation throughout, due to faulty technique, but this can be easily distinguished from the degeneration.

In all the cases (cats, dog and monkeys) the degenerated pyramidal tract was atrophied and appeared distinctly smaller to the naked eye than the normal tract on the opposite side. Nowhere was

the transverse section of the tract filled entirely with degenerated fibres, but there was always a varying proportion of normal fibres intermingled with those degenerated.

Summary of Results and Comparison with those of former Investigators.

1. Physiological. A complete severance of the projection fibres arising from the motor cortex of one cerebral hemisphere, with as little injury to adjacent parts as was practically possible, was found to be followed by motor paralysis of the opposite side of the body. This was recovered from almost completely in the cats, and to a large extent in the monkeys, so far as "associated movements" were concerned (walking, climbing), but the power to perform purely voluntary movements did not, as a rule, return during the time the animals were under observation. In the case of the cat, however, if the stimulus was very powerful, apparently voluntary movements were often executed with the paralysed limb; e. g. if the cat was prevented from getting at food with its left fore-paw it would use its right, although under ordinary circumstances it preferred to use the left. In the cats "associated movements" were recovered much earlier than in the monkeys.

Regarding the effects of the lesion on sensation there was not the same constancy. Frequently there was deficient or abolished tactile sensibility on the paralysed side, but in many cases this was not so, and in one or two cases there seemed to be hyperaesthesia. As a rule, sensation when absent or deficient was very quickly restored. In no case was heat sensibility absent although almost always delayed. In four cases there was hemianopsia. As a rule the temperature of the paralysed limbs was lower than that of the opposite side, but in one case it was higher. These differences in temperature between the two sides of the body soon vanished, indicating that the vasomotor disturbances which had probably caused it had passed off. The knee-jerk was almost always brisker on the paralysed than on the non-paralysed side.

The cases described emphasise the fact that there is no direct

relationship between the motor and sensory paralysis on the affected side of the body, and that therefore the motor cortex cannot be the sole seat of tactile sensation as advocated by Munk [*7*], Mott [*8*] and others, but that this must be sought for in some other part of the cortex. The transient sensory disturbances that often follow motor cortical lesions, may, as pointed out by Schäfer [*5*], be due to slight unavoidable injury to other parts of the hemisphere, or to altered vascular conditions produced by the operation, and when these conditions return to the normal the sensory paralysis passes off while the motor remains. They may, however, have a more far reaching cause as is shown by the fact that they are often accompanied by hemianopsia. This has been recorded by Mott [*4*], and by Ferrier and Turner [*9*], and has recently been emphasized by Hitzig [*10*].

2. Anatomical. Briefly stated, as a result of complete left motor cortical lesions in the cat, dog and monkey, in addition to degeneration of the main pyramidal tract in the internal capsule, crusta, pyramidal bundles of pons, and anterior pyramid in the medulla oblongata on the left side, and in the crossed pyramidal tract of the spinal cord on the right side, fine or terminal degeneration was present in the optic thalamus, substantia nigra, grey matter of the anterior corpus quadrigeminum and of the nuclei pontis on the left side, and in the grey matter at the base of the posterior horn in the cervical and lumbar enlargements of the spinal cord on the right side. A few fibres could be traced from the degenerated tract into the optic thalamus and substantia nigra, and numerous fibres were found to pass from the degenerated crusta to the anterior corpus quadrigeminum of the same side where they appear to end, while a few cross the middle line in the roof of the aqueduct to the anterior corpus of the opposite side. These fibres to the ant. corp. quad. were only found in the cat. No degenerated fibres could be made out passing to any of the cranial motor nuclei and no fine degeneration was found in these nuclei or in any portion of the central grey matter around the Sylvian aqueduct, or in the floor of the 4th ventricle. In the medulla oblongata above the crossing of the pyramids a few fibres could be traced from the degenerated pyramid for a short distance

into the formatio reticularis of the opposite side and still fewer into that of the same side. In the lower levels of the decussation a few small bundles of degenerated fibres (homolateral) passed to the crossed pyramidal tract of the same (left) side, and in the spinal cord a few fibres forming a direct lateral pyramidal tract were seen which were traced as far as the 4th sacral segment. No direct anterior pyramidal tract was found in any of the animals examined.

With regard to the connection between the grey matter of the optic thalamus and the pyramidal tract Monakow [*11*] as early as 1884, employing the method of von Gudden [*12*], removed the motor area on one side in rabbits and cats, and as a result found, amongst other things, atrophy of the grey matter of the optic thalamus of the same side. Amongst recent observers Boyce [*13*] in the cat, in 1894 and Mellus [*14*] in the monkey, in the same year, both using the method of Marchi, were able to trace fibres from the pyramidal tract into the optic thalamus of the same side.

Many investigators have found either atrophy of, or fine (terminal) degeneration in the substantia nigra in relation to the degenerated crusta according to the method employed. Monakow [*11*] in 1884 in rabbits and cats, Sherrington [*15*] in 1890 in monkeys, Langley and Grünbaum [*16*] in the same year in a dog, Mellus [*14*] in 1894 in monkeys, and Dejerine and Long [*17*] in 1898 in the human subject, have recorded their observations on this point.

Fibres passing from the crusta to the anterior corpora quadrigemina have been previously observed by only two workers so far as I know, viz: — Muratoff [*18*] in 1893 and Boyce [*13*] in the following year. Boyce describes them in two cats as isolated fibres coming off from the outer extremity of the degenerated crusta and curving round to the quadrigeminal region. Muratoff figures them as passing towards the lateral border of the central grey matter. I have not found these fibres in the dog or in either of the two monkeys which I have examined, but they were present in 14 out of the 16 cats experimented upon, and in several cases they were very numerous. They do not come off from the outer extremity alone, as stated by Boyce and Muratoff, but from the whole posterior aspect of the de-

generated crusta. What particular region of the cortex they take origin from has not been determined and what their significance is I am unable to say. It may be that they are indirectly connected through the grey matter of the anterior corpora quadrigemina with the nuclei of the nerves of the eye muscles situated in this region (nuclei of 3rd and 4th nerves); that is, short neurones may be interpolated between the terminations of these fibres in the anterior corpora quadrigemina and the cells of origin of the fibres of the oculomotor and trochlear nerves. In this connection it will be interesting to determine whether they come from the "head and eyes" area of the motor cortex. Another possibility is that they end in relation to the cells of some other tract or tracts which take origin in the anterior corpora quadrigemina and pass down to lower levels. These are points still to be investigated.

No one, so far as I know, has previously called attention to the exceedingly large amount of fine degeneration which occurs amongst the cells of the nuclei pontis following motor lesions with the exception of Dejerine and Long [*17*] in an article published in 1898. This contains a record of the examination of material from five cases of cerebral hemiplegia suitable for the Marchi method. They say: — "In the grey substance of the pons the very fine and very numerous granules which we have observed in two of the cases indicate a degeneration of collateral and terminal fibres at this level, and this fact explains to us the atrophy of the grey substance of the pons which one sees in old degenerations of the crus cerebri." Sherrington [*15*] (1890) states that — "the islanded grey masses in the pons lying close to the fibre bundles of the crustal tracts among the deep transverse pontal fibres" in monkeys is one of "the regions of grey matter in which in association with pyramidal degeneration, scattered fibres may be found degenerated". This was before the Marchi method had come into general use, and these fibres probably did not represent terminal degeneration. In all the animals I have examined this fine degeneration has been present, and often exceedingly abundant; it is strictly confined to the side of the pons homolateral with the lesion. It is a well known fact that atrophy of the nuclei pontis follows degene-

ration of the crusta, and that, therefore these cells have some connection with the motor tract, but the extent and importance of this connection seems to have been overlooked by most neurologists.

With regard to the question as to whether fibres from the pyramidal tract pass directly to the cranial motor nuclei there seems to be much difference of opinion amongst investigators. Mellus [*14*] in monkeys, Romanow [*19*] in dogs, Hoche [*20*], and Barnes [*21*] in the human subject, all using the Marchi method, say that they have been able to trace fibres from the degenerated pyramid to the motor nuclei, — most crossing the middle line to the nuclei of the opposite, a few passing to those of the same side. On the other hand, Boyce [*13*], Dejerine and Long [*17*] and others expressly state that they have failed to find any fibres passing to these nuclei. In several animals I have made serial sections from the upper limit of the mesencephalon to the lower limit of the bulb, and in not one have I found degenerated fibres passing to any of the cranial motor nuclei. This is all the more surprising considering the ease with which such fibres could be traced of the anterior corpora quadrigemina. No fibres could be seen to pass backwards from the pyramidal tract, with the exception of those to the ant. corp. quad. till the lower levels of the pons were reached, and below this throughout the whole extent of the medulla oblongata, and not alone opposite any particular nucleus a very few fibres continued to be given off chiefly from the postero-mesial angle of the degenerated pyramid. Most crossed the middle line at once, disappearing in the formatio reticularis of the opposite side, comparatively few being lost in that of the same side. On comparing some of my sections with the figures given by Muratoff [*18*] and by Romanow [*19*] in their papers (on which presumably these observers base the statement that fibres from the pyramid pass to the motor nuclei in the medulla and pons) I found that there was a very close resemblance. It will be seen from these figures, three of which I here reproduce, that as in the sections I examined, the fibres in question are not directed towards the grey matter in which the cranial nuclei are situated, but seem, for the short distance to which they can be traced, to pass more lateral-wards towards the

substantia gelatinosa of Rolando. They may belong to the spinal motor decussation, being destined for the lateral columns of the spinal cord; that is to say, the pyramidal decussation may not be confined to the lower part of the medulla oblongata, but may occur to a limited extent in the upper part as well, beginning even in the lower part of the pons. In some of the cats, and in one of the monkeys a few transversely cut fibres could be made out in the formatio reticularis anterior and internal to the substantia gelatinosa of Rolando in

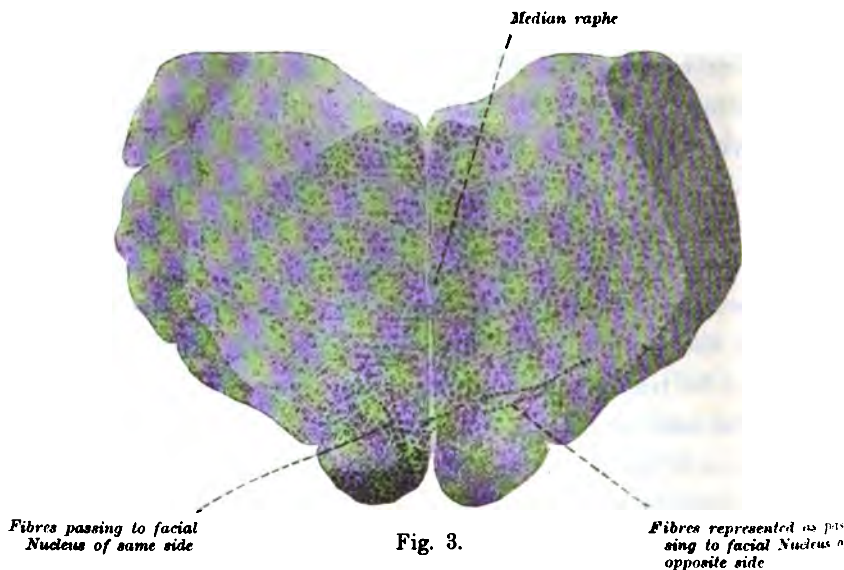


Fig. 3.

Photograph of drawing from Romanow's paper representing fibres passing from the degenerated pyramid to the facial nucleus of the opposite and of the same side.

the bulb on the side opposite to the lesion (fig. 11). These may represent fibres which have decussated at a higher level and are now passing down to join the main mass of heterolateral fibres in the lower part of the bulb. This would explain the significance of Pick's bundle, a fasciculus of fibres first described by Pick [*22*] in 1889, as ascending from the lateral column of the cord and ending in or near the nuclei of the posterior columns. Hoche [*20*] in 1898 described it as a descending tract partly of pyramidal origin and quite recently (1901) Barnes [*21*] has investigated it. He describes it in one case as follows: — "In the lower sections of the medulla are seen degenerated four small bundles of fibres closely massed together at the inner

side of the substantia gelatinosa. Traced upwards these fibres — which correspond to what is usually known as Pick's bundle — become rapidly diffused and lost in the region of the nucleus ambiguus, not a single fibre being visible in this region at the lowest pontine level, and none of them can be seen to cross the middle line. Traced downwards towards the pyramidal decussation these fibres retain their position but increase in number and compactness, lying close to the ventro-lateral aspect of the posterior horn at its junction with the substantia gelatinosa in the upper part of the first cervical segment. Here the



Fig. 4.
Photograph of drawing illustrating Romanow's paper.

degenerated bundle appears to gradually merge into the degenerated crossed pyramid which lies immediately adjacent to it. . . ." He comes to the conclusion that "it is probably an ascending tract which arises from the crossed pyramid at the decussation, and forms at least part of the pyramidal supply of the nucleus ambiguus; it is fairly frequently degenerated in cases of hemiplegia". So far it has only been referred to in the human subject.

Pyramidal degeneration in both lateral columns of the spinal cord, as the result of a unilateral motor cortical lesion, was first recorded by Schäfer [*23*] in a dog in 1883, and also the probable source of the homolateral fibres was first indicated by him, viz: — an incomplete crossing at the pyramidal decussation. In 1884 it was observ-

ed by Pitres [*24*] in the human subject, and in the same year by Langley and Sherrington [*25*] in the dog. Loewenthal [*26*], and again Sherrington [*27*] in 1885 recorded the same in the dog, and since that time it has been observed by almost every investigator, in man and the higher mammals. The actual passage of the homolateral fibres from the pyramidal decussation to the crossed pyramidal tract of the same side was first traced by Muratoff [*18*] in 1893, again by Risien Russel [*28*] in 1894 and by many observors since then.

With regard to the mode of termination of the fibres of the pyramidal tract in the spinal cord there is considerable difference of opin-



Fig. 5. *Fibres represented as passing from degenerated pyramid to facial nucleus of opposite side*

Photograph from paper by Muratoff.

ion. In 1884 von Monakow [*11*] removed the motor cortex in cats and rabbits (young animals) and as a result found atrophy of the grey matter in the region of the processus reticularis on the side of the cord opposite to the cortical lesion, whereas he could distinguish no difference between the two anterior cornua of the cord the cells and grey matter having quite a normal appearance on the two sides. From this he argued that the pyramidal fibres are directly connected with the grey matter in the lateral horn and not directly with that of the anterior horn. The conclusions he arrived at at that time have been borne out by the results of much work done subsequently. and the whole matter is fully discussed in an extensive article published by him in the Archiv für Psychiat. for 1895 [*29*]. His observations have recently been corroborated by Schäfer [*30*] who as the result of

partial section of the cord, using the Marchi method, found fibres passing from the crossed pyramidal tract into the base of the posterior horn while none could be traced to the anterior horn. The corresponding fibres which I have observed in the cervical and lumbar enlargements were most evident in the monkey but a few could be made out in the cat. They appear not to be so abundant when the lesion is a cortical one as when the cord is hemisected so that in the latter case they may come from more than one source.

In conclusion I would desire to call attention to the following which I consider to be the main points brought out in the course of my investigations: —

1. In the cat, fibres pass freely from the crusta to the grey matter of the anterior corpus quadrigeminum of the same side in which for the most part they appear to end, a few crossing the middle line in the roof of the aqueduct to terminate in that of the opposite side.

2. In all the animals examined (cat, dog, monkey) extensive fine degeneration is present in the grey matter of the nuclei pontis on the same side as the cortical lesion, indicating an important cell-station in relation to the pyramidal tract in this region (pons Varolii).

3. No fibres are seen to pass to any of the cranial motor nuclei, or to the ventral horn of the spinal cord, but a few can be traced into the grey matter of the spinal cord at the base of the posterior horn.

4. A possible explanation of the fibres seen in the upper half of the medulla oblongata leaving the degenerated pyramid and passing to the formatio reticularis of the same and of the opposite side, may be that they belong to the spinal motor decussation and are destined for the lateral columns of the cord. These fibres may correspond to what has been described as Pick's bundle in the human subject.

The drawings were done by Mr. Richard Muir of the Pathological Department of this University and I would take this opportunity of thanking him for the care and accuracy with which he has executed them.

Bibliography.

1. Barker, The Nervous System. 1900. p. 981.
2. Orr, Journ. of Path. and Bacteriol. 1900. Vol. VI. p. 387.
3. Vassale, Riv. Speriment. di Fren. 1896. p. 790.
4. Mott, Phil. Trans. Roy. Soc. 1892. (B.) p. 1.
5. Schäfer, Journ. of Physiol. 1898. Vol. XXIII. p. 310.
6. Redlich, Neurol. Centralblatt. 1897. S. 818.
7. Munk, Ueber die Fühlsphäre der Grosshirnrinde. 5. Mitteilung. Sitzungsber. der k. Akad. zu Berlin, 5. Nov. 1896.
8. Mott, Journ. of Physiol. 1894. Vol. XV. p. 480.
9. Ferrier and Turner, Phil. Trans. 1898. Vol. CXC. (B.) p. 35.
10. Hitzig, Neurol. Centralblatt. 1900. S. 1129.
11. v. Monakow, Corresp.-Blatt f. Schweizer Aerzte. 1884. S. 129 u. 157.
12. v. Gudden, Corresp.-Blatt f. Schweizer Aerzte. 1872. S. 72.
13. Boyce, Phil. Trans. 1895. Pt I. (B.) p. 321.
14. Mellus, Proc. Roy. Soc. 1894. Vol. LV. p. 208. – 1895. Vol. LVIII. p. 206.
15. Sherrington, Journ. of Physiol. Vol. XI. p. 399.
16. Langley and Grünbaum, Journ. of. Physiol. Vol. XI. p. 606.
17. Dejerine and Long, Comp. Rend. de la Soc. de Biol. 1898. p. 864.
18. Muratoff, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1893. Heft 3 u. 4. S. 97.
19. Romanow, Neurol. Centralblatt. 1898. S. 593.
20. Hoche, Archiv f. Psychiatrie. 1898. S. 103
21. Barnes, Brain. 1901. Vol. XXIV. Nr. 95. p. 463.
22. Pick, Archiv f. Psychiatrie. 1889. Bd. XXI. S. 371.
23. Schäfer, Journ. of Physiol. 1883. Vol. IV. p. 316.
24. Pitres, Arch. de Physiol. Tom. III. p. 142.
25. Langley and Sherrington, Journ. of Physiol. Vol. V. p. 49.
26. Loewenthal, Zeitschr. f. Zoologie. Geneva 1885.
27. Sherrington, Journ. of Physiol. Vol. VI. p. 177.
28. Risien Russel, Brain. 1895. Vol. XVIII. p. 37.
29. v. Monakow, Archiv f. Psychiatrie. 1895. Bd. XXVII. S. 1. u. 386.
30. Schäfer, Journ. of Physiol. Vol. XXIV. p. 22.
31. Hamilton-Schäfers Practical Histology. p. 256.

Description of figures of the Plates XVI, XVII.

Fig. 1. T. S. Mesencephalon of cat at level of root of 3rd nerve showing fibres passing from degenerated crusta on left side to ant. corp. quad. of same side, a few crossing to that of opposite side. $\times$ 10 diam.

Fig. 2. T. S. Pons Varolii of cat showing fine degeneration scattered around the degenerated pyramidal bundles on the left side (right in fig.). $\times$ 25 diam.

Fig. 3. T. S. Medulla oblongata of cat through lowest part of pyramidal decussation, showing homolateral and heterolateral fibres. $\times$ 10 diam.

Fig. 4. T. S. Spinal cord of cat through 6th cervical segment, showing fibres entering base of posterior horn from right crossed pyramidal tract (left side in fig.), and fine degeneration in adjacent grey matter. $\times$ 10 diam.

Fig. 5. T. S. Spinal cord of cat through mid-dorsal region shows crossed and direct lateral pyramidal tracts. $\times$ 10 diam.

Fig. 6. T. S. Spinal cord of cat through 3rd lumbar segment. Shows crossed and direct tracts with a few fibres passing into grey matter at base of posterior horn on right side. $\times$ 10 diam.

Fig. 7. T. S. Pons Varolii of dog showing fine degeneration scattered around the degenerated pyramidal bundles in the nuclei pontis. $\times$ 10 diam.

Fig. 8. The same section $\times$ 100 diam.

Fig. 9. T. S. Through upper part of pons Varolii of monkey, shows fine degeneration scattered round pyramidal bundles on side of lesion (left). $\times$ 6 diam.

Fig. 10. Same section $\times$ 60 diam.

Fig. 11. T. S. Medulla oblongata through middle of inferior olive of monkey, showing fibres passing from left degenerated pyramid to formatio reticularis of opposite and same sides. $\times$ 6 diam.

Fig. 12. T. S. Medulla oblongata of monkey through upper part of pyramidal decussation. $\times$ 10 diam.

Fig. 13. T. S. Medulla oblongata of monkey through lower part of pyramidal decussation. Observe homolateral fibres at this level. $\times$ 10 diam.

Fig. 14. T. S. Spinal cord of monkey through 6th cervical segment showing crossed and direct lateral pyramidal tracts with a few fibres passing into base of posterior horn on right side.

Fig. 15. T. S. Spinal cord of monkey — 4th dorsal segment. Shows homolateral and heterolateral pyramidal fibres.

Fig. 16. T. S. Spinal cord of monkey — 4th lumbar segment. Shows a few fibres from degenerated crossed pyramidal tract passing towards grey matter at base of posterior horn. Homolateral fibres are still seen.

Fig. 17. T. S. Spinal cord of monkey through 4th sacral segment. Shows crossed and direct pyramidal tracts still present.



Referate.

Von

Fr. Kopsch.

Brösike, Gustav, *Anatomischer Atlas des menschlichen Körpers,* mit besonderer Berücksichtigung der Topographie für Studierende und Aerzte bearbeitet. Bd. I. Knochen, Bänder, Muskeln. Abt. 1. Kopf, Hals und Rumpf. Fig. 1—146. Berlin. Fischers medicinische Buchhandlung (H. Kornfeld). 1900.

Dieser Atlas liefert zu dem bekannten und weit verbreiteten Lehrbuch der Anatomie desselben Verfassers die Illustrationen. Der Autor beweist auch hier den ihm eigenen praktischen Sinn und sein sicheres Gefühl für die Bedürfnisse der Studierenden, indem er einmal möglichst naturgetreue Bilder der angefertigten Präparate bringt, zweitens indem er die verschiedenen Phasen der Präparation darstellt, und drittens, indem er zugleich Nerven und Gefässe in einem Bild darstellt. Zur Reproduction ist im Interesse grösserer Klarheit der Holzschnitt gewählt worden.

Gaupp, Ernst, *A. Ecker's und R. Wiedersheim's Anatomie des Frosches* auf Grund eigener Untersuchungen durchaus neu bearbeitet. Abt. III. Teil 1. Lehre von den Eingeweiden. Mit 95 zum Teil mehrfarbigen in den Text eingedruckten Abbildungen. 2. Aufl. Braunschweig. Friedrich Vieweg & Sohn. 1901.

In diesem Teil der „Anatomie des Frosches“ finden sich zahlreiche Angaben über allgemein-biologische Dinge, sowie physiologische Erörterungen über die Functionen der einzelnen Organe, welche bei diesem Abschnitt ganz besonders wertvoll sind, weil dieser Teil des Buches im physiologischen, histologischen und zoologischen Laboratorium am meisten gebraucht wird. Durch diese Angaben und durch das umfangreiche Litteratur-Verzeichnis wird die praktische Brauchbarkeit des Buches ausserordentlich erhöht.

Stieda, Ludwig, *Grundriss der Anatomie des Menschen.* Vierte, mit Berücksichtigung der Neuen Anatomischen Nomenclatur bearbeitete Auflage des Grundrisses der Anatomie von A. Pansch. Mit 446 zum Teil farbigen Holzschnitten im Text und 57 Abbildungen auf 10 Tafeln. Hannover. Gebrüder Jänecke. 1900. Mk. 14.—.

Das Buch ist dazu bestimmt, den Studierenden in die Anfangsgründe der descriptiven und topographischen Anatomie einzuführen; die Histologie und Embryologie sind nur so weit berücksichtigt, als es zum Verständnis einzelner Organe und Regionen notwendig ist.

Die wesentlichste Aenderung gegenüber den früheren Auflagen besteht in der Einführung der Baseler anatomischen Nomenclatur, welche — wenigstens in Deutschland — in erfreulicher Weise und zum grossen Vorteil für den Unterricht und die Studierenden in allen neu erschienenen Lehrbüchern und Atlanten angenommen ist. Einzelne Abschnitte des Grundrisses sind gänzlich, andere teilweise umgearbeitet worden. Auch eine Anzahl neuer Figuren sind hinzugekommen, welche teils nach Originalpräparaten des Verfassers gezeichnet worden sind, teils nach dem Atlas von Spalteholz wiedergegeben werden konnten.

Das Buch wird den guten Platz, welchen es unter den kurzen Lehrbüchern der Anatomie von jeher eingenommen hat, auch in der neuen Auflage behalten, denn es gehört zu der Gattung von Lehrbüchern, welche den Bedürfnissen der Studierenden in hohem Maasse gerecht werden.

Wilh. Brühl, in Gemeinschaft mit **Edvard Hjelt** und **Ossian Aschan,** *Die Pflanzen-Alkaloide.* Braunschweig. Friedrich Vieweg & Sohn. 1900. Mk. 14.— gebunden.

Die vorliegende Monographie, welche bestimmt ist nicht allein für Chemiker, sondern auch für Mediciner, Pharmakologen, Pharmaceuten, ist die Sonderausgabe des VIII. Bandes von Roscoe Schorlemmers Ausführlichem Lehrbuch der Chemie.

In diesem Buche sind dargestellt alle Pflanzenalkaloide und die sogen. künstlichen Alkaloide, d. h. diejenigen synthetisch erhaltenen Basen, welche zu den Pflanzenalkaloiden in Beziehung stehen und gewöhnlich zu ihnen gerechnet werden.

Bei der Darstellung ist nicht allein die möglich vollständige Sammlung des Thatsachen-Materials erstrebt, sondern auch die historische Seite und die praktische Bedeutung der einzelnen Körper sind berücksichtigt worden.

Buchdruckerei Richard Hahn (H. Otto), Leipzig.

La borsa di Berlese nella cimice dei letti
(Acanthia lectularia, L.).

Nota di

Dav. Carazzi
in Napoli.

(Con Tav. XVIII e 1 Fig.)

I. Nel 1898 il Berlese descriveva un singolare organo impari della cimice dei letti, nel quale speciali cellule „spermatofaghe“ inglobavano e distruggevano numerosi spermatozoi che dalla spermoteca di destra, attraversando la cavità del corpo, penetravano nella borsa suddetta.

Forse perchè il Berlese aveva pubblicato le sue interessanti osservazioni in una Rivista la quale è ben difficile supporre che accolga lavori di zoologia [1]) esse non richiamarono l'attenzione degli studiosi quanto meritavano; e chi le aveva lette s'acconciava difficilmente ad ammettere e la stranezza morfologica e l'ancor più strana funzione dell'organo, ch'io credo giusto denominare dallo scopritore: „borsa di Berlese“.

Per le sopradette ragioni credetti utile di acconsentire alla richiesta fattami dal Berlese di rivedere e ripetere le sue osservazioni, con nuovo materiale vivente, ch'egli stesso mi fornì con signorile

[1]) Berlese Antonio, Fenomeni che accompagnano la fecondazione in taluni insetti. Memoria I. Rivista di Patologia vegetale. Anno VI. 1898. p. 1—16 e 8 tav. Vedi anche in: Zoolog. Jahresb. für 1898. Arthropoda. p. 49.

profusione, nel maggio e giugno del decorso anno 1900. E qui espongo brevemente i risultati del mio esame, che per ragioni di opportunità non volli pubblicare l'anno scorso.

II. Aprendo dal dorso una ♀ ad. di *Acanthia lectularia*, L., con le precauzioni indicate dal Berlese (la più importante delle quali è di asportare l'apparato digerente *senza romperlo*), è facile scorgere gli organi sessuali, che s'iniziano anteriormente con gli ovarî, ai quali seguono posteriormente i due ovidotti e quindi la vagina. A sinistra e a destra di questa si staccano le rispettive spermoteche. Davanti alla spermoteca di destra, ed esternamente all'ovidotto destro, ben fissa contro la parete ventrale, si scorge la borsa di Berlese, la quale. se è piena di spermatozoi (ciò che succede solitamente qui a Napoli da febbraio ad aprile, secondo il Berlese, ma che si riscontra meglio in maggio e giugno, stando alle mie osservazioni del 1900) spicca per il suo volume e per il colore bianco sul circostante tessuto adiposo giallastro. Il diametro della borsa supera di poco 1 mm.

Ripetendo la dissezione su parecchi esemplari capiterà non di rado di vedere ammassi filamentosi di spermatozoi fra la spermoteca destra e la borsa (pur essendo questa e quella intatte), cioè nella cavità del corpo; spermatozoi che, esaminati al microscopio, si mostreranno semoventi. Aprendo la borsa di Berlese qui pure si scorgeranno spermatozoi ben vivi.

Queste dissezioni si fanno facilmente mantenendo l'insetto vivente. attaccato con del mastice ad un vetro, sotto ad una soluzione fisiologica, ed aiutandosi con una lente o con un microscopio da dissezione.

Per la prima parte dunque le osservazioni del Berlese sono esattissime e facili a verificare. Esiste nella femmina adulta della cimice dei letti uno speciale organo impari e laterale, che, per quanto so, non ha omologo o corrispondente negli altri insetti; organo che dopo la copula si trova pieno di spermatozoi, benchè non abbia comunicazione diretta con i condotti genitali. Gli spermatozoi vi arrivano dunque non per vie preformate, ma transitando fuori dalla spermoteca destra nella cavità viscerale, e di qua penetrando nella borsa.

Come già il Berlese, neppur io potetti scorgere nessuna specie di apertura nella spermoteca (eccezion fatta, beninteso, per la comunicazione con la vagina) o nella borsa.[1])

III. Passiamo allo studio istologico della borsa di Berlese. Tolte un certo numero di esse, con precauzione ed ancora integre, dalle femmine le ho fissate col sublimato in soluzione acquosa al 9 $^0/_0$ e, dopo imparaffinate, le ho tagliate in sezioni continue di $7^1/_2$ e di 5 μ. Ho colorato con emallume e orange oppure col metodo Benda-Heidenhain all'ematossilina ferrica seguita da un colore acido. Per confronto ho esaminato anche diversi preparati del Berlese.

La struttura della borsa e delle sue cellule è stata abbastanza bene descritta dal Berlese, ma un disaccordo profondo fra me e lui comincia con l'esame del contenuto della borsa, quando questa è invasa dagli spermatozoi. Secondo il Berlese le cellule che riempiono l'interno della borsa, poco tempo dopo che in essa sono penetrati gli spermatozoi, si vedono „per la massima parte con uno spermatozoo" nell'interno; più tardi „avviene entro la parete cellulare (certamente l'autore voleva dire nell'interno della cellula) una modificazione sia del contenuto cellulare medesimo, sia ancora, e più profondamente, dello spermatozoo". Questo rimane per poco tempo filiforme, quindi si avvolge su sè stesso formando gomitoli, che si vanno addensando, per poi trasformarsi in una pallottola, che assume l'aspette di un secondo nucleo. Durante tale periodo le cellule si moltiplicano, più comunemente per via diretta, talvolta per mitosi. In seguito il nucleo della cellula e lo spermatozoo trasformato si fondono in una grossa gocciola sferica più o meno punteggiata od omogenea. In conclusione le cellule „spermatofaghe"[2]) finiscono col dissolversi tutte in una massa

---

[1]) Prima del Berlese il suo assistente Dr. Ribaga aveva scoperto che all'esterno del ventre delle cimici ♀ ad., e precisamente in corrispondenza della metà destra del quarto segmento addominale, esiste un organo singolare, dal Berlese battezzato „organo di Ribaga". Ora appunto la borsa di Berlese è collocata, dalla parte interna dell'addome, in esatta corrispondenza con l'organo di Ribaga.

[2]) Così le chiama il Berlese e il nome mi pare inesatto, se stiamo a quanto egli scrive a pag. 8: „io non posso dire se sono le cellule quelle che praticano la parte attiva o sieno invece gli spermatozoi, cioè se sieno le cellule quelle che in-

liquida o semiliquida, che viene a sua volta distrutta da cellule adipose esterne alla borsa, mentre nell'interno di questa si determina la formazione di abbondanti prodotti escretivi, che sono rigettati fuori dell'organismo attraverso l'organo di Ribaga.

Così ho riassunto brevemente, e quasi sempre con le sue stesse parole, le osservazioni del Berlese. Ma esse non corrispondono, secondo me, a quello che si vede nei suoi e nei miei preparati; i quali ultimi ho ripetuto più volte, sezionando in serie ininterrotta una diecina di borse.

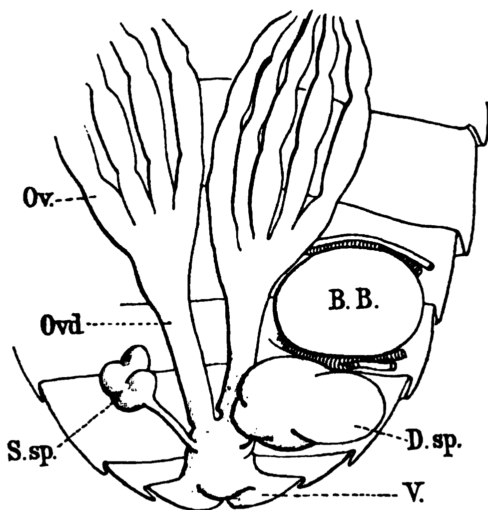
Prima di tutto, se le cose succedessero come crede il Berlese, la penetrazione degli spermatozoi nell'interno delle cellule della borsa dovrebbe essere frequentissima e di facile constatazione. Invece essa si mostra molto di rado, tanto nelle mie sezioni che su quelle di Berlese. Fra queste ultime ho esaminato anche le due che a lui servirono per disegnare le fig. 7 e 8 della tav. XIII, ma non ho potuto convincermi che gli spermatozoi fossero realmente nell'interno della cellula, ed anche ammettendolo si trattava di casi eccezionali ed accidentali, mentre quella penetrazione dovrebbe essere la cosa più comune da osservare. Risulta invece che la penetrazione degli spermatozoi nella borsa è molto frequente, così che questi ultimi si trovano qua e là fra le cellule e non di rado riuniti in grossi cumoli, come il Berlese ha rappresentato nella fig. 5, tav. XII.

Esistono cellule con spermatozoi prima ravvolti un poco su sè stessi, poi a gomitolo e ridotti, infine, a pallottola, come il Berlese asserisce e figura (tav. XIII. fig. 7, 8, 9, 10)? Nei miei e nei suoi preparati io non ho mai potuto riscontrare quella prima fase di ravvolgimento ch'egli disegna nella fig. 8; ho visto bensì e raffiguro (fig. 6) qualche cosa di simile a ciò che il Berlese ha disegnato nelle fig. 9 e 10. ma chi osserverà le mie figure (eseguite con tutto lo scrupolo e con la maggior esattezza possibile da un esperto disegnatore) dovrà convenire ch'è ben difficile affermare che si tratta proprio di spermatozoi ravvolti a gomitolo o non piuttosto di vacuoli nel citoplasma della

---

globano gli spermatozoi o questi che penetrano nelle cellule. Pure attribuisco più volentieri la parte attiva, in questa penetrazione, agli spermatozoi." Ma allora perchè chiamare le cellule „spermatofaghe"?

cellula. E anche l'esame diretto dei preparati, fatto nelle migliori condizioni ottiche non può far altro che confermare la seconda opinione; e va pure notato che neanche la colorazione può dare tutto quel sussidio che il Berlese s'era ripromesso, perchè nel contenuto delle cellule della borsa, osservato in fasi diverse, avvengono senza dubbio modificazioni chimiche profonde. E per conseguenza il modo di comportarsi del citoplasma rispetto a colori differenti varia sensibilmente. Neppure credo ci sia troppo da fidare su di un metodo di differenziazione regressiva qual'è quello all'ematossilina ferrica secondo Benda-Heidenhain.



Quanto alle fig. 12 e 13 del Berlese ho riscontrato che sono esattissime, ed anch'io riproduco nella fig. 2 porzione di una sezione di cellule della borsa nelle stesse condizioni, rispetto al contenuto, delle due suddette figure del Berlese. Ma è vero ciò ch'egli afferma, cioè che quelle cellule stanno a rappresentare la fase terminale della digestione degli spermatozoi? Egli non l'ha dimostrato, ed io credo che non sia vero. Sedotto dalla sua idea di una penetrazione degli spermatozoi nell'interno delle cellule della borsa, il Berlese ha costruito tutta una via logica, e s'è fermamente persuaso ch'essa fosse identica alla via reale. Ma se cosi fosse le cellule della borsa si dovrebbero trovare nella fase delle fig. 12 e 13 del Berlese quando la spermoteca di destra s'è già vuotata o quasi, quando nella cavità viscerale gli spermatozoi son già trascorsi, quando nella borsa essi non sono più riconoscibili. Ciò non è vero. Si osservi la mia fig. 2 che è un disegno, fatto con più forte ingrandimento, di piccola porzione delle cellule della borsa stessa che, a più debole ingrandimento, si scorge nella fig. 1 con porzione degli ovari e con le spermoteche. Quella fig. 1 ci mostra all'evidenza

che non solo non siamo in una fase terminale del fenomeno, ma, al contrario, proprio all'inizio. Infatti le spermoteche sono piene di spermatozoi, molti di essi si trovano nella cavità viscerale e solo pochissimi sono penetrati nella borsa, ma hanno ancora la loro forma e reazione. Pur tuttavia le cellule della borsa (come si vede nella fig. 2) hanno proprio l'aspetto e il contenuto che, secondo il Berlese, appartengono a quelle cellule in cui gli spermatozoi penetrati sono stati completamente digeriti e ridotti a guttole omogenee.

Si potrebbe obbiettare che in questo caso le cellule della borsa hanno compiuto la digestione di spermatozoi provenienti da una prima copula, e che quelli che adesso riempiono le spermoteche e che sono stravasati nella cavità del corpo provengono da una seconda copula, e saranno più tardi digeriti alla loro volta dalle cellule della borsa. Ma l'obbiezione parmi poco fondata. Prima di tutto bisognerebbe dimostrare che una seconda copula avviene, e dopo che le cellule della borsa possono servire ad una seconda digestione, ciò ch'è altamente improbabile. Infatti il Berlese ed io siamo egualmente persuasi che le cellule della borsa, dopo le profonde modificazioni alle quali vanno incontro e che accompagnano la penetrazione degli spermatozoi nella borsa, sono destinate ad un totale disfacimento.

IV. Ma il torto più grande del Berlese è stato, secondo me, di non aver tenuto nessun conto di un fenomeno che si osserva con frequenza nelle borse già piene di spermatozoi, e del quale egli aveva pur visto il preludiare, come lo dimostra la sua fig. 5 della tav. XII. Molto spesso nelle sezioni si scorge uno o piú ammassi (fig. 3 e 4) voluminosi, occupanti $^1/_5$, $^1/_4$ e perfino $^2/_3$ della superficie di sezione, ammassi che sono formati da spermatozoi in diversi stadî di alterazione; anzi succede non di rado di vedere nella sezione di un singolo ammasso che una porzione ha ancora distinta la struttura filiforme degli spermatozoi ed è tinta all'esterno dal colore basico e più dentro da quello acido, mentre un altro ammasso nella stessa sezione non mostra struttura alcuna, e qui la colorazione predominante è quella basica. In questi cumoli, di spermatozoi, anche osservati nelle sezioni

di 5 μ, non è possibile distinguere nessuna traccia delle cellule proprie della borsa. Si deve dunque concludere ch'esse erano già distrutte all'arrivo degli spermatozoi od erano state, da questi, respinte alla periferia.

Tale osservazione notevolissima e non difficile a constatare è completamente sfuggita al *Berlese*, ed ha per me una grande importanza, perchè toglie ogni valore alla sua ipotesi, in quanto dimostra che il disfacimento degli spermatozoi, succede fuori delle cellule.

Il confronto delle sezioni mostra grandi differenze fra le cellule di una stessa borsa ed ancora più fra cellule di borse diverse. Nè tali modificazioni sono in rapporto con la penetrazione degli spermatozoi nell'interno della cellula, come crede il Berlese, perchè, come ho già detto, è rarissimo osservare uno spermatozoo dentro una cellula; anzi, per conto mio, mai ho potuto accertarmene.

Molto singolare, e difficile a spiegarsi, è l'aspetto delle cellule della borsa. Talvolta (fig. 2) esse si rassomigliano fra di loro per le dimensioni complessive e per quelle dei nuclei, ma il contenuto si presenta abbastanza diverso, perchè o è d'aspetto granulare, oppure raccolto come a formare una grossa goccia. Altre volte nella sezione di una borsa vediamo le cellule ridotte a picciol numero, perchè lo spazio maggiore è occupato dai grossi ammassi che ho già descritti, e che sono disegnati nelle figure 3 e 4. A proposito delle quali è bene ricordare che fra le masse di spermatozoi stanno delle minutissime gocce (g), apparentemente di sostanza grassa, e forse derivate da materiali prima contenuti nelle cellule. Tali gocce o granuli si ritrovano anche nelle fig. 5, 6 e 7.

Nel maggior numero delle borse che ho sezionato le cellule hanno due aspetti molto differenti. Nella parte centrale della borsa sono più scure di quelle periferiche, e oltre al nucleo, e in vicinanza di questo, c'è un grosso cumolo (fig. 5 *am*), che in parte assume il colore basico, in parte quello acido, così che si differenzia bene dal citoplasma, prettamente acidofilo, ma si distingue meno dalla colorazione del nucleo. In queste cellule le dimensioni sono all'incirca le solite. Invece nella parte periferica della borsa gli elementi sono più chiari; taluni, quasi vuoti, mostrano un piccolo nucleo e poco citoplasma, che

circonda un grosso vacuolo. Altre borse sono ripiene di queste cellule a tenue contenuto, di dimensioni maggiori e che presentano (fig. 6) due o tre vacuoli, con un limite netto e colorato in parte dal l'emallume; a forte ingrandimento si distingue su tutta la cellula un fitto reticolo, ovverossia dei piccoli e numerosi vacuoli, con tinta prevalentemente acida. Oltre a qualche granulo (*g*) queste cellule mostrano talora un ammasso più vistoso del nucleo per le dimensioni, ma, in confronto di questo, meno basofilo. Sono queste senza dubbio le cellule nelle quali il Berlese ha creduto vedere la prima fase di distruzione degli spermatozoi penetrativi. Ma io non ho potuto convincermi che si tratti veramente di una alterazione di spermatozoi, e per le ragioni che ho più sopra esposte e perchè *mai* ho visto spermatozoi aggomitolati dentro le cellule. Vero è bensi che tanto su queste cellule (fig. 6) come in quelle della figura precedente (5) si vedono distintamente degli spermatozoi, distesi o ripiegati ad ansa e a spira (fig. 5 in alto a destra), ma essi sono certamente esterni agli elementi; nè si può esser tratti in inganno, perchè la colorazione fortemente basofila permette di discernerli con tutta facilità, tanto da poter vedere, come dei piccolissimi punti neri (non rappresentati dal disegnatore nelle figure suddette), perfino quelli spermatozoi che il coltello ha tagliato trasversalmente.

Finalmente un altro aspetto, non raro, presentato dalla borsa di Berlese è disegnato nella fig. 7. Qui cellule non se ne distinguono che pochissime, mentre sono più numerosi i nuclei e anche qualche granulo. Grandi vacuoli, senza un limite netto, si scorgono qua e là; e nella massa informe, a reazione acidofila, sono numerosissimi gli spermatozoi, distintamente colorati in blu scuro dall'emallume.

Anche per le borse che si trovano nelle condizioni di quella della sezione rappresentata nella fig. 7 è impossibile ammettere l'ipotesi del Berlese. Qui infatti le cellule son quasi completamente distrutte, eppure si scorgono in abbondanza gli spermatozoi non ancora alterati, e che non potranno certo essere inglobati dalle cellule.

— — —

V. Se l'ipotesi del Berlese è infondata, non è facile sostituirne un'altra che valga a spiegare in modo soddisfacente i fatti osservati. Essi potrebbero forse esser interpretati in questo modo: le cellule della borsa di Berlese per una attività propria, e forse in seguito ad una eccitazione in esse provocata dalla penetrazione degli spermatozoi nella borsa, si modificano profondamente nella parte somatica, cosi che nel citoplasma compaiono degli ammassi di sostanze che finiscono col liquefarsi ed uscire attraverso la membrana. In tal maniera nell'interno delle cellule si formano dei vacuoli sempre più grandi, finchè esse si vuotano completamente ed anche la membrana e il nucleo sono più tardi distrutti. La sostanza uscita dalla cellula si dispone in parte in granuli che somigliano a piccole gocce di sostanza grassa, e gli spermatozoi, forse per l'azione di questo materiale stravasato dalle cellule, si alterano e subiscono una specie di digestione. Cosi alla fine non si vedono più nella borsa che grossi cumoli informi di una sostanza omogenea.

Questa mia ipotesi non spiega ad ogni modo tutti i singoli e strani aspetti che assumono le cellule della borsa; ma confesso che non so trovare spiegazione migliore. Come sempre, come a tutti, anche qui a me è riuscito più facile criticare e abbattere che non ricostruire.

Tuttavia interessa ben distinguere i fatti dalle ipotesi; o per lo meno quel che è osservazione da quel che è interpretazione. Ed ecco quanto si osserva: 1. gli spermatozoi penetrano in grande quantità nella borsa di Berlese; 2. ivi talvolta si scorgono isolati, sia fra le cellule, sia fra la sostanza amorfa che talora occupa quasi tutto lo spazio della borsa; 3. talaltra gli spermatozoi formano dei vistosissimi cumoli, e questi sembrano a poco a poco modificarsi, finchè costituiscono degli ammassi informi di sostanza omogenea; 4. le cellule non hanno mai nel loro interno spermatozoi; 5. esse vanno incontro a notevoli modificazioni nel volume e nel contenuto; 6. è molto probabile che la fine di queste modificazioni sia rappresentata dal completo svuotarsi delle cellule; 7. qualche volta le borse mostrano solo pochissime cellule, in parte alterate, e un contenuto informe, con molti spermatozoi disseminati qua e là e ancora distintamente riconoscibili.

Devo aggiungere che ho visto anch'io delle cellule con due nuclei (fig. 5 a destra e in basso), con tre e qualche volta con più. Non trovo giustificata l'opinione del Berlese che si tratti di cellule in via di moltiplicazione, perchè mai ho visto fasi di divisione nucleare, nè diretta nè per mitosi.

Circa l'assorbimento della sostanza della borsa, per opera del circostante tessuto adiposo, niente di positivo risulta dall'esame dei miei preparati e di quelli del Berlese.

Quale significato abbia la borsa di Berlese per la fisiologia della cimice, a quale scopo vi penetrino gli spermatozoi e vi subiscano una specie di digestione io non posso dire, e neanche mi sento in grado di fare qualche fondata supposizione.

Ad ogni modo mi è parso non inutile richiamare l'attenzione degli studiosi su questi fenomeni singolari, e credo che sarebbe interessante di studiare la formazione della borsa e di cercare una spiegazione soddisfacente dei fatti che vi si compiono.

Napoli, Stazione Zoologica.
31 luglio 1901.

P. S. Per un equivoco (del quale io non ho nessuna colpa) la tavola, invece che in litografia, venne eseguita con la fotoincisione. Quindi molte finezze del disegno non si scorgono più, come ad es. nella fig. 4, oppure tratti delicati sono riusciti troppo grossi, come le porzioni di spermatozoi della fig. 7.

Spiegazione della tavola XVIII.

I disegni sono fatti con la camera chiara Abbe; l'ingrandimento è approssimativo; le figure 2, 4, 5, 6 e 7 sono disegnate con l'obbiettivo apocromatico 2 mm. ad immersione. Le fig. 1 e 2 sono tolte da un preparato del Berlese, colorato col solo emallume; le altre da preparati miei colorati con emallume e orange, e ottenuti da borse fissate col sublimato in soluzione satura nell'acqua col cloruro sodico (9–10 $^0/_0$ circa di sublimato).

Fig. 1. Sezione frontale un poco obliqua della parte posteriore dell'addome di una cimice ♀; l'immagine, essendo rovesciata dall'obbiettivo, mostra a sinistra la Borsa di Berlese (*B*), che realmente sta a destra (vedi la figura nel testo). Oltre le due spermoteche (*sp*) si vede bene, a sinistra, l'ovidotto destro (*ovd. d*); il sinistro si scorge in piccola parte; sopra gli ovidotti v'è porzione degli ovarî con le uova (*ov*); in *s* ammasso di spermatozoi stravasati nella cavità del corpo. Ingrandimento 40 diametri.

Fig. 2. Gruppo di cellule della Borsa di Berlese della figura precedente. In *s* porzione di spermatozoi sparsi qua e là, esternamente alle cellule; queste hanno nel maggior numero un contenuto granulare raccolto a sfera; qualcheduna mostra delle grosse sfere omogenee, che non hanno nessuna struttura. Non tutte le cellule hanno un nucleo (*n*). Ingrandimento 550 diametri.

Fig. 3. Sezione di μ $7^1/_2$ di spessore di una borsa di Berlese. La maggior parte della superficie di sezione lascia vedere degli ammassi amorfi; ma in quello centrale più grande (*sp*) è ancor distinta la forma degli spermatozoi (vedi fig. 4). Scarse cellule si vedono alla periferia. Ingrandimento 70 diametri.

Fig. 4. Porzione (*sp*) della fig. precedente per dimostrare che si tratta di un ammasso di spermatozoi. Qua e là delle piccole gocce di sostanza grassa (?). Non è possibile scorgere neppure una cellula od un nucleo. Gli spermatozoi hanno una marcata basofilia verso l'esterno (a sinistra) dell'accumolo. Nell'interno si scorgono molti puntini scuri che sono sezioni trasversali di spermatozoi. Ingrandimento 550 diametri.

Fig. 5. Porzione di cellule di un'altra borsa di Berlese. Parecchie cellule presentano un grosso ammasso (*am*) meno basofilo del nucleo (*n*). In basso una cellula con due nuclei distinti. Qua e là degli spermatozoi (*sp*), uno dei quali (in alto a destra) è ravvolto su sè stesso a spira, *ma tutti* sono certamente *esterni* alle cellule. In *g* dei granuli di sostanza grassa (?). Ingrandimento 800 diametri.

Fig. 6. Alcune cellule di un'altra borsa di Berlese con grossi vacuoli, ed altri vacuoli più piccoli. In alto a sinistra un granulo (*g*). Qua e là porzioni di spermatozoi, *esterni* alle cellule; *n* nucleo delle cellule. Questa figura rassomiglia, più di qualunque altra, alle figure 9 e 10 della memoria del Berlese. Ingrandimento 1100 diametri.

Fig. 7. Sezione quasi completa di un'altra borsa. Il maggior numero delle cellule è distrutto, e le poche rimaste appaiono profondamente vacuolizzate. Qua e là spazî vuoti indicano il posto occupato da cellule distrutte, delle quali rimane ancora il nucleo. Si vedono anche i soliti granuli. Gli spermatozoi sono in grande quantità e inalterati. Ingrandimento 400 diametri.



Ueber einen supernumerären Muskel des Unterschenkels (Musculus soleus accessorius?), welcher den Nervus tibialis durchbohrt.

Von

Dr. med. S. N. Delitzin
in St. Petersburg.

(Mit Tafel XIX.)

Mit der vorliegenden Notiz möchte ich die Aufmerksamkeit der Fachgenossen auf eine interessante Muskelvarietät lenken, welche ich vor einem Jahre im St. Petersburger Anatomicum beobachtet habe. Das Präparat stammte von einer kräftigen männlichen Leiche, deren untere Extremität im Seciersaal zum Studium der Muskulatur gegeben war. Die Präparation war schon bis zum Unterschenkel vorgeschritten, als ich die anomale Muskelanordnung constatierte. Dabei schien aber zu meinem grössten Bedauern, dass schon etwas abgerissen und so gut wie ganz verloren gegangen war. Die weitere Präparation wurde sofort aufgehoben, und was noch zu retten war, wurde gerettet.

Die Anomalie betraf die hintere Wadenmuskulatur. Es war ein überzähliger Muskel zwischen Soleus und den tiefen Unterschenkelmuskeln vorhanden. Derselbe zeigt eine sonderbare Eigentümlichkeit in seinem Verlaufe und zwar der Art, dass er den Nervus tibialis durchbohrt. Die nähere Betrachtung des Präparates ergiebt folgendes.

Wadenmuskulatur kräftig und stark entwickelt. M. plantaris vorhanden und ganz gut ausgebildet (Länge 9, Breite $2^1/_2$, Dicke 1 cm). Der anomale Muskel entsprang an der hinteren und unteren Fläche des Capitulum fibulae. Sein Ursprung verschmilzt zuerst mit

dem der fibularen Portion des Soleus, lässt sich aber bald als eine selbständige, ungefähr 1 mm breite Sehne abpräparieren, welche distal-medianwärts unter den Sehnenbogen des M. soleus verlief und im Ganzen die Länge von 10 cm hatte. Von dem Mittelpunkte der Sehne angefangen, gesellten sich Muskelbündel dazu, welche sich zu einem spindelförmigen, etwas abgeplatteten Muskelbauche entwickelten. Der Muskelbauch hatte im Ganzen ungefähr 18 cm Länge, 1 cm Breite und 2—3 mm Dicke. Der fleischige Teil des Muskels begann ungefähr nach seiner Kreuzung mit dem Sehnenbogen des M. soleus und lag im Ganzen im Canalis cruro-popliteus, nach aussen vom Gefäss- und Nervenstrange, welcher in dem ebengenannten Canale liegt. Der untere Teil des Muskels bildete eine 2 mm breite, platte Sehne, deren Fasern an der medialen Seite des Muskelbauches begannen und weiter distalwärts bis zum Fersenbein verliefen. Die Anheftung des Muskels geschah mittelst einer dreieckigen Aponeurose an der oberen medialen Fläche des Calcaneus, dorsalwärts vom Sustentaculum tali. Die dreieckige Aponeurose hatte circa 12 mm in ihrer Basis. Die Endsehne des anomalen Muskels legte sich in die Rinne zwischen den M. tibialis posticus und M. flexor hallucis, die Endaponeurose war mit der hinteren Wand der Sehnenscheide des M. flexor hallucis longus ziemlich fest verwachsen. Die Länge der Anheftungssehne incl. Aponeurose betrug circa 15 cm. Die totale Länge des Muskels betrug ungefähr 37 cm. (Länge des Unterschenkels circa 45 cm.)

In der unteren Hälfte des Unterschenkels, fast genau unter seinem Mittelpunkte, durchbohrt die Sehne des anomalen Muskels den Nervus tibialis in sehr schräger Richtung von oben aussen und hinten. nach unten innen und vorn. Nach geschehener Durchbohrung legt sich die Sehne vor die laterale Hälfte der vom Nerv gebildeten Schlinge, entfernt sich später ein wenig lateralwärts von demselben in Distanz von ungefähr 6 mm und verläuft weiter distalwärts dem Nerv parallel bis zu ihrem Anheftungspunkte. Der Nerv bildete für die durchbohrende Sehne eine 7 cm lange Schlinge, der oberste Punkt ihrer Oeffnung befand sich genau unter dem Mittelpunkte des Unterschenkels. In dieser Schlinge befanden sich die untersten Muskel-

bündel des Bauches, und die obersten Sehnenfasern der Anheftungssehne des anomalen Muskels.

Die tiefe Lage des Muskels unterscheidet ihn von den am meisten ihm ähnlichen Muskel, welcher von Herrn Oberarzt Dr. Hermann Hinterstoisser[1]) beschrieben ist. In seiner Beobachtung war ein accessorischer supernumerärer Fibularkopf des M. Soleus mit eigentümlichem Sehnenverlaufe vorhanden. Aus dem Fleische des fibularen Soleusursprunges des linken Unterschenkels eines Mannes entsprang unter dem Fibulaköpfchen ein $1^1/_2$ cm breiter, 5 cm langer Muskelbauch, welcher in eine $^1/_2$ cm breite Sehne auslief. Letztere durchbohrte die Achillessehne, indem sie durch ein grosses, von einem scharfen Rande begrenztes, nach unten gerichtetes, mit einem sichelförmigen Sehnenbogen versehenes Loch verlief. Die Anheftung des Muskels geschah mittelst allseitig ausstrahlender Fasern in der tiefen Wadenfascie, an der äusseren Seite der Tibiaepiphyse (hinteren Kapselwand des oberen Sprunggelenkes) und an der äusseren oberen Calcaneusfläche. Die fascielle Faserausbreitung ging unmittelbar ins Retinaculum peroneorum über. — Dr. A. F. Le Double[2]) erwähnt in seinem umfangreichen Werke über die Muskelvarianten die interessanten Beobachtungen von Herren Biswick-Perrin, Laskowski, Testut et Pierre Barnsby, welche je einen muskelsehnigen Strang, welcher von der tiefen Fläche des Soleus entspringt und am Calcaneus sich anheftet, beschrieben haben. Von diesen Muskelvarianten unterscheidet sich die von mir beobachtete durch ihren hohen Ursprung am Köpfchen des Wadenbeins. Der hohe und schmale Ursprung raubt ihr jede Aehnlichkeit an den von d'Auvroy beobachteten „faisceau péroneo-calcanien interne".[3]) Letztere hatte ihre Anheftungsstelle an der inneren Fläche des Fersenbeins, entsprang aber mehr distalwärts, als der meinige, mit einem breiten Muskelstreifen zwischen den Mm. peronei und M. flexor hallucis longus.

---

[1]) Ueber einige seltene Muskelvarietäten von Oberarzt Dr. Hermann Hinterstoisser. Aus dem zweiten anatomischen Institute (Prof. Toldt) zu Wien. Medicinische Jahrbücher. Wien 1887. S. 407 u. flg.

[2]) Dr. A. F. Le Double, Traité des variations du système musculaire de l'homme et de leur signification au point de vue d'anthropologie zoologique. Paris 1897.

[3]) Bulletin de la société anatomique de Paris. Année 71. Serie V. T. X.

Dr. Hinterstoisser bezeichnet den von ihm beobachteten anomalen Muskel als Soleus secundus, externus s. accessorius. Die Lehrbücher der Anatomie enthalten aber eine derartige Beschreibung des Soleus accessorius, welche mit der obengenannten Bezeichnung nicht vollständig übereinstimmt. So schreibt z. B. Cruveilhier[1]): „On trouve quelquefois un muscle soléaire surnuméraire, mince et *large*, situé *au devant* du muscle soléaire, ayant la même attache que lui et venant se fixer au calcaneus par un tendon isolé“. Im Lehrbuch von Henle[2]) wird dieselbe Andeutung auf die tiefere Lage des Soleus accessorius angegeben: „Ein dünner überzähliger Soleus liegt *vor* dem normalen *mit gleichen Anheftungen* (Cruveilhier, Hollet)“.

Der von mir beobachtete Muskel liegt tiefer als der von Hinterstoisser und zwar vor dem Soleus, ist aber spindelförmig, und hat also nicht jene bedeutende Breite, welche Cruveilhier dem echten Soleus accessorius zuschreiben will. Zwei Anheftungen sind ihm mit dem Soleus gemein: am Fibularköpfchen und am Calcaneus, die grösste Anheftungsfläche an der Tibia fehlt ihm aber vollständig, was wiederum ihn mit der Angabe von Henle in entschiedenen Widerspruch setzt. Es giebt doch normalerweise Muskeln, welche ihren Ursprung am Wadenbeinköpfchen haben, ohne für Mm. solei accessorii gehalten zu werden! Die in Rede stehende Muskelvarietät möchte ich am liebsten als einen anomalen Muskel sui generis bezeichnen und schreibe ihm den Namen des Soleus accessorius nur mit einem grossen Fragezeichen zu.

In welcher Art und Weise könnte der anomale Muskel im Leben fungieren? Bei den passiven Bewegungen im Sprunggelenke am Präparate lässt sich die Anheftungsstelle des Muskels, obgleich sehr wenig — ungefähr $1\,^1/_2$ cm —, jedoch sehr deutlich nach oben verschieben. Er könnte also während seiner Contraction bei Flexio plantaris des Fusses im geringen Grade beihelfen. Sein Zusammenhang mit der Vagina tendinis Musculi flexoris hallucis longi giebt Anlass dazu, ihn als Spanner des tiefen Blattes der Unterschenkelfascie zu betrachten.

---

[1]) Cruveilhier, Traité d'anatomie descriptive. 1862. Tome I. p. 764.

[2]) Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. 1871. Muskellehre. S. 309.

Dieselbe Funktion — Streckung des Fusses und Anziehen der Wadenfascie — schreibt auch Hinterstoisser dem von ihm beobachteten Muskel zu. Doch setzt Dr. Hinterstoisser für seinen Muskel noch eine dritte Funktion dazu — nämlich die Kapselspannung im oberen Sprunggelenke. Für meinen Muskel wäre diese letztere Funktion kaum zugänglich und ausführbar, weil er von der Sprunggelenkkapsel durch die Sehnen der tiefen Muskeln M. tibialis posticus und M. flexor hallucis longus getrennt war, eine Entfernung, welche ihm die in Frage stehende Funktion kaum erlauben könnte.

Was die Erklärung der Deutung solcher Anomalien anbetrifft, so stösst man hier auf sehr grosse Schwierigkeiten. Erstens kommen die Beobachtungen solcher Art nur sehr selten zu Tage und stellen bis jetzt nur einige vereinzelte Mitteilungen dar, zweitens fehlt es noch bis jetzt an genügenden vergleichend-anatomischen Daten, auf denen die Entscheidung der Frage sich begründen könnte.

Eine sehr hoch autorisierte Meinung lässt diese „accessorischen Solei“ als eine Varietät des M. plantaris betrachten. Dagegen erwidert Le Double, dass es nicht zugegeben werden kann, da diese anomalen Muskeln einen ganz von Plantaris verschiedenen Ursprung haben und gar nicht selten mit dem normalen Plantaris zusammen existieren. An der von Testut secierten Leiche fehlte der Plantaris ganz und gar, an der von Laskowski und Barnsby war er normal entwickelt. Meine Beobachtung spricht auch ganz entschieden gegen diese Hypothese. An meinem Präparate war der M. plantaris vorhanden und ganz gut entwickelt. Der anomale Muskel könnte also in keiner Weise als eine Plantarisvarietät betrachtet werden.

Die Meinung von Le Double, dass diese Muskeln nichts anderes als die abgewanderten Bündel des normalen Soleus oder die Portionen der überzähligen Solei seien, erscheint wegen des eigentümlichen Ursprungs, der Anheftung und Form wie auch wegen der inconstanten Lage der Muskeln — bald vor, bald hinter dem Soleus — so gut wie sehr bedenklich.

Vom Standpunkte der vergleichenden Anatomie erwähnt Le Double die Angaben von Bischoff, Duvernoy, Chapmon, Testut u. a., dass bei den Affen (Pithecus, Cebus) und sogar bei den Anthropoïden nur der

fibulare Kopf des Soleus vorgefunden wird, der tibiale aber vollständig fehlt. Nach Hinterstoisser trennt sich auch beim Menschen in seltenen Fällen die Fibularportion des Soleus als separater Muskel von der tibialen ab. Darnach kann das Auftreten dieser Anomalie neben und aus einem normal entwickelten Soleus auf einen Rückschlag in den Orangtypus bezogen werden. Das höchst seltene Vorkommen von Beobachtungen solcher Art lässt, wie schon oben gesagt, die Schwierigkeiten in Erklärung derselben noch auffallender erscheinen.

Die Durchbohrung der Achillessehne bezeichnet Hinterstoisser als „beispiellosen Sehnenverlauf" des von ihm beobachteten Muskels. Für die Durchbohrung des Nerven könnte ich auch kaum eine analoge Beobachtung hinweisen. Wenn man aber daran denkt, dass ein so nichtiger Muskel sich nicht vor dem anatomischen Goliathe — dem M. gastrocnemius und seiner mächtigen Achillessehne — gescheut hatte und denselben mit der Lanze seiner feinen Sehne durchbohrte, wäre es zu bewundern, dass sein Zwilling den viel schwächeren Nervus tibialis entzwei gespalten hat?

Nil admirari prope res est una, Numici,
Solaque, quae possit facere et servare beatum.
Hor. Epist. I, 6, 119.

Erklärung der Tafel XIX.

Hintere Wadenmuskulatur des rechten Beines. Gastrocnemius durchschnitten und stark zur Seite gerollt. Plantaris in seinem sehnigen Teile von den Herren Präparanten abgerissen und an einen Seidenfaden angehängt. Soleus in seinem oberen Teile durchschnitten und nach aussen verschoben, um die tiefe Muskulatur zu entdecken. Sein Sehnenbogen stark nach unten-aussen gezogen, damit die Ursprungssehne des anomalen Muskels deutlich zum Vorschein komme. Gefäss- und Nervenstrang stark medialwärts verschoben. Sehnenscheide des M. flexor hallucis longus von oben geöffnet. Einzelne Bezeichnungen an der Abbildung selbst eingetragen.

Ein Fall von Inselbildung an der Vena iliaca externa dextra.

Von

Dr. med. S. N. Delitzin
in St. Petersburg.

(Mit 1 Figur im Text.)

Das Präparat, welches in den folgenden Zeilen kurz beschrieben werden soll, wurde im Seciersaal der St. Petersburger Anatomie vor ein paar Studienjahren getroffen. An der rechten Beckenhälfte einer erwachsenen Leiche, deren Arterien zum Studium der Gefässe stark injiciert waren, beobachtete ich eine sonderbare und complicierte Venenanomalie — erstens ein Ring im Gebiete der Vena iliaca externa dextra. Es war eben der Anfangsteil der Arteria iliaca externa dextra, welcher von dem venösen Ringe umschlossen war. Die Umfassung war sehr eng, sogar am Präparate, wo die Venen sehr wenig gefüllt waren; am Leben, bei stärkerer Blutfüllung der Vene, ist wohl die Einklemmung noch vollständiger gewesen. Nach geschehener Ringbildung nahm die Vene ihre gewöhnliche Lage an der medialen Seite der Arterie und verlief distalwärts mit der letzteren zusammen unter das Ligamentum Puparti.

Eine zweite sehr auffallende Eigentümlichkeit der Venen an demselben Präparate stellte sich an der Vena hypogastrica dar. Letztere besass eine ungemein hohe Mündung, nämlich in der Höhe des vierten Lendenwirbels. Bei der Halbierung des Beckens, welche durch die rohe Hand eines Anatomiedieners geschah, wurde die Vena iliaca communis sinistra genau an ihrer Einmündung in die Vena cava inferior abgeschnitten. Der Schnitt setzte sich in die sehr hoch einmündende Vena hypogastrica dextra fort und reichte bis zur halben Höhe des fünften Lendenwirbels. Da das Präparat bei der Halbierung

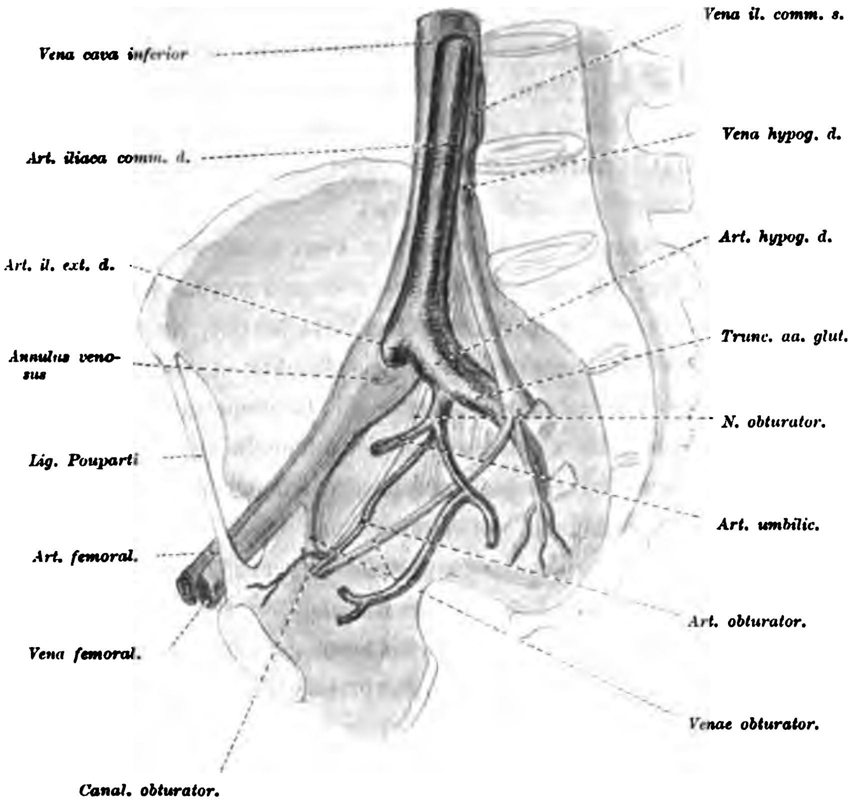
des Beckens und bei der Präparation selbst, bis die Anomalie bemerkt wurde, nicht zu viel geschont war, so erschien es gar nicht leicht zu entscheiden an einer so weit zerrissenen Vena hypogastrica, wo dieselbe eigentlich ihre Einmündung hatte: in die Vena iliaca communis dextra, welche jedenfalls sehr kurz sein musste, oder in die Spitze der Gabel, welche letztere im Zusammenfliessen mit der gleichnamigen Vene der anderen Seite bildete. War das der Fall, so musste die Vena iliaca communis dextra so gut wie ganz abwesend betrachtet werden. Dieser hohen Einmündung zufolge erschien das System der Vena hypogastrica von den anderen grossen Venen des kleinen Beckens abgetrennt, die Vena iliaca externa aber musste eine ungemein grosse Länge gehabt haben und als direkte Fortsetzung der Vena iliaca communis betrachtet werden, inwieweit die letztere am Präparate existierte.

Von den Aesten der Vena hypogastrica dextra liessen sich nur die Vena obturatoria und einige wandständige Zweige präparieren. Die zu den Beckeneingeweiden verlaufenden Zweige wurden schon bei der Präparation abgeschnitten. Soweit es sich aber aus der Betrachtung des Präparates schliessen liess, ergab sich an der intact gebliebenen Vene keine deutliche Spur der Einmündungsstelle für die abgerissenen Aeste. Man konnte sich wohl vorstellen, obgleich sich dies durch keine directen Befunde beweisen lässt, dass die visceralen Aeste der Vena hypogastrica dextra an diesem Präparate in den Hauptstamm viel höher, als es gewöhnlich der Fall ist, ja vielleicht sogar im Bereiche des obengenannten Schlitzes einmündeten.

Die Vena obturatoria, welche ihr Blut in die Vena hypogastrica hineinbrachte, war nicht die einzige, durch welche das Venenblut aus dem Canalis obturatorius abfliessen konnte. Es war noch ein Weg dazu vorhanden — eine zweite Vena obturatoria, welche in die Vena iliaca externa einmündete. Die Vena obturatoria war also in doppelter Zahl vorhanden.

Die Arterien stellten nichts Auffallendes dar. Die vom Venenringe umfasste Arteria iliaca externa war entschieden schwächer entwickelt als die Art. hypogastrica. Letztere erschien anderthalb so dick wie die Art. iliaca externa und war in ihrem Anfangsteile wulstig angeschwollen. Nach kurzem Verlaufe teilte sie sich in zwei Hauptäste, von denen der

stärkere dorsalwärts verlief und sich in die beiden Aa. gluteae teilte, der schwächere sich nach vorwärts richtete und einen gemeinsamen Stamm bildete, aus welchem die Umbilicalis, die Obturatoria und mehrere viscerale Aeste entsprangen. Weiterer Verlauf der letzteren war an dem misshandelten Präparate schon sehr schwer festzustellen.



Die Abbildung stellt halbschematisch die topographischen Verhältnisse in der rechten Hälfte des Beckens an dem von mir beobachteten Präparate dar. Es sind nur Knochenumrisse und Gefässe abgebildet, die anderen Einzelheiten sind weggelassen. Die Bezeichnungen sind an der Abbildung selbst eingetragen.

Die Inselbildung an den grossen Venenstämmen gehört meines Wissens zu selteneren Befunden am Präpariertische; einige Beobachtungen solcher Art sind auch von den russischen Autoren veröffentlicht worden. So beobachtete z. B. Altuchow[1]) eine sehr interessante

[1]) N. W. Altuchow, Eine sehr seltene Anomalie der Vena cruralis — ein Venenring. Chirurgische Annalen. Moskau 1895.

Inselbildung an der Vena femoralis, Prof. Botujew[1]) dieselbe an der Vena renalis sinistra. Was die Venae iliacae anbetrifft, so findet man in dem berühmten Atlas von Quain[2]) die Verdoppelung der Vena iliaca communis dextra, und dieselbe Anomalie an der Vena iliaca interna sinistra, die gleichnamige Arterie liegt von einem breiten Venenringe umschlossen. In neuerer Zeit sah Treadwell[3]) bei einer Katze die rechte Art. iliaca communis die gleichnamige Vene durchbohren. Die Inselbildungen an den Venae iliacae werden auch in dem neuerdings erschienenen erschöpfenden Variantenverzeichnis von Prof. M. A. Tichomirow[4]) erwähnt. Auffallenderweise wird die Inselbildung an der Vena iliaca externa gar nicht bezeichnet.

Es war mit dem Venenringe an der Vena iliaca externa dasselbe vorgekommen, was ich schon früher bemerkt und worauf ich in einem früheren Aufsatze die Aufmerksamkeit gelenkt hatte.[5]) In sehr kurzer Zeit nach dem Vorkommen der von mir beobachteten Anomalie wurde noch ein zweites Exemplar derselben im St. Petersburger Anatomicum getroffen. Da aber das zweite, später getroffene Becken zum Muskelpräparate bestimmt war und die Präparation demgemäss sehr grober Weise und ohne Schonung der Gefässe möglichst rasch ausgeführt wurde, so wurde die Anomalie ganz zufällig bemerkt, aber schon zu spät, um etwas retten zu können. So war das zweite Exemplar dieser seltenen Anomalie so gut wie ganz verloren gegangen.

Das in diesem (so auch das im vorigen) Aufsatze beschriebene Präparat wird in Spiritus aufbewahrt und ist in der anatomischen Sammlung der St. Petersburger medicinischen Akademie niedergestellt.

---

[1]) Prof. N. A. Botujew, Abnormität der linken Nierenvene und in Verbindung mit dieser ein restierender Teil der linken Cardinalvene. Wratsch 1897.

[2]) Quain, An anomaly of the arteries of the human body. London 1844. Pl. LVIII. Fig. 5 u. 6.

[3]) Treadwell, An abnormal iliac vein in a cat. Anat. Anz. Bd. XI. Nr. 23—24. Cit. nach den Jahresberichten von Schwalbe 1898.

[4]) Prof. M. A. Tichomirow, Die Varianten der Arterien und Venen des menschlichen Körpers im Zusammenhang mit der Morphologie des Blutgefässsystems. Kijew 1900.

[5]) Archiv für Anatomie. 1896. S. 420.

Elektrische Wellen und optisches Empfinden oder einiges zur „inneren Optik“ der elektrischen Kraftschwingungen.

Von

Dr. Eduard Richter,

Specialarzt für Hals-, Nasen- und Ohrenkrankheiten zu Plauen i. V.;
früher Privatdozent für Physiologie zu Greifswald.

(Mit 5 Textfiguren.)

Noch nicht lange Zeit ist vergangen, dass der berühmte Hamburger Physiker Heinrich Hertz die Entdeckung von der elektrischen Wellenbewegung machte. Diese Entdeckung brachte uns zu der Annahme, dass die „Strahlen elektrischer Kraft“ dieselben Gesetze der Fortpflanzung, Reflexion und Brechung befolgten wie die Lichtstrahlen. „Man kann sagen“, so spricht es in von Lommels Physik König aus, „elektrische Strahlen sind Lichtstrahlen von sehr grosser Wellenlänge, oder Lichtstrahlen sind elektrische Strahlen von sehr kleiner Wellenlänge in Uebereinstimmung mit Maxwells elektromagnetischer Lichttheorie.“

Zunächst also die Entdeckung von der Wellenbewegung elektrischer Strahlen brachte uns dazu, die Beziehungen zwischen elektrischen und optischen Erscheinungen enger zu knüpfen und beide enger zu vergleichen.

Optisch aber nannten wir von jeher das, was wir mit unserem optischen Sinnesapparat, „dem Auge“, wahrnehmen konnten.

Was nehmen wir denn nun eigentlich wahr, wenn wir elektrische Wellen s. Wellenstösse auf den optischen Sinnesapparat unseres Auges wirken lassen; mit welchen Erscheinungen dient der Nervus opticus

unserer Wahrnehmung, wenn wir ihn mit elektrischen Wellenstössen beschicken oder physiologisch gesagt — reizen, erregen? Welche Gesetze *„innerer Optik"* lassen sich durch elektrische Ströme ermitteln?

Einen kleinen Beitrag zu diesen Erscheinungen möchte ich heute an dieser Stelle beziehentlich zweier elektrischer Stromarten — also zweier qualitativ elektrisch verschiedener Existenzformen geben, um durch sie einiges fördernde, Nachuntersuchung herausfordernde darzulegen, das die Verwandtschaft elektrischer und optischer Wellenstösse darthun und auch wohl dazu dienen kann, das Wesen der Wellenbewegung und mancher noch unaufgeklärter optischer Erscheinungen vielleicht klarer machen zu können.

Merkwürdigerweise hat man der Einwirkungsweise elektrischer Stromesarten auf den optischen Apparat bisher wenig Aufmerksamkeit geschenkt, und eine feststehende Kenntnis von einer *„inneren Optik"*, von elektrisch-optischen Erregungsformen ist vordem noch nicht gewonnen worden; Kenntnis dieser Einwirkungsformen der Elektricität auf den physiologischen, optischen Apparat ist aber für weitere Fortschritte beziehentlich der Verwandtschaftserkenntnis zwischen elektrischen und optischen Wellen Bedingung.

In der Monatsschrift für Ohrenheilkunde Bd. 43 Nr. 12 und im Archiv für Augenheilkunde Bd. 43 Heft 1 habe ich zwei Studien veröffentlicht, welche zunächst feststellen, wie der Nervus opticus auf constante Ströme reagiert. Alle diese Studien bitte ich zunächst im Finsteren an seinen eigenen Augen zu wiederholen, da die Ausführung des Versuchs keinerlei Beeinträchtigung nach sich zieht.

Schaltet man, wie dort beschrieben, das Auge und den N. opticus zwischen zwei Elektroden — eine durch die Nase eingeführte Rachenelektrode und eine auf den Bulbus oculi oder die geschlossenen Lider aufgesetzte Elektrode — ein, so reagiert bei erträglichen und physiologischen Reizen vergleichbaren Stromstärken der N. opticus in einem ganz bestimmten Gesetz auf den elektrischen constanten Strom, je nachdem allerdings der Strom einsteigend oder aussteigend ist. Ist die Anode z. B. bei 6 Volt Spannung auf dem Auge vorn und die Kathode hinter dem Bulbus am Rachen (wie dort genauer beschrieben).

so sieht man bei diesem einsteigenden Strom Lichterscheinung bis zum Oeffnen des constanten Stromes, in diesem Moment aber — im Moment des Oeffnens — erlischt auch die Lichterscheinung. Umgekehrt Kathode auf dem Auge und Anode hinter dem Auge am Rachendach zeigt sich bei diesem aussteigenden Strome keine Lichterscheinung, so lange der Strom geschlossen ist, sondern erst beim Oeffnen des Stromes antwortet, erwachend aus einem anormalen Erregungszustand der N. opticus mit einer Lichterscheinung.

Bilden somit diese Erscheinungen das Gesetz für die Wirkung jener elektrischen Ströme, welche in stets gleichmässiger, gleichgrosser Spannungsamplitüde das Auge erregen, oder man kann es wohl auch so ausdrücken, deren Spannungswelle gleich unendlich ist und deren Spannungsfigur durch eine Horizontale ausgedrückt wird, so beobachtete ich nunmehr die Wirkung der sogenannten: „Sinusoïdalen Faradisations- s. Voltaïsationsströme“ und zwar beobachtete ich die Wirkung des „Einphasigen sinusoïdalen *Wechselstromes*“ auf mein Auge.

Mittels eines von Reiniger, Gebbert und Schall bezogenen, üblichen Transformer-Brettes entnahm ich diesen einphasigen, sinusoïdalen Wechselstrom dem Anschlussnetz der hiesigen städtischen Centrale für dreiphasigen Drehstrom in den zum Versuch nötigen, nicht zu grossen Stärken.

Das Anschlussnetz ist so eingerichtet, dass von den Abnehmern immer nur eine Phase s. Periode zur Benutzung abgenommen wird.

Hat man als Elektroden wieder die stabförmige, circa 12 cm lange Rachenelektrode durch die Nase bis hinter den Bulbus eingeführt und die tellerförmige Augenelektrode auf den Bulbus aufgesetzt und leitet nunmehr vom Transformer her geringe Stromstärken durch das Auge hindurch von Elektrode zu Elektrode, so wird das Auge von Strömen durchflossen, die fortwährend in der Richtung wechseln, also von bald ein-, bald aussteigenden Stromstössen.

Dem *Gesetz des konstanten Stromes* am N. opticus vollständig *gemäss* vollzieht sich nun das Gesetz der Stromeswirkung des Wechselstromes der sinusoïdalen Voltaïsation. Zunächst folgt dem I. Stromwechsel entsprechend eine Lichtreizung gemäss dem einsteigenden

Strom, alsdann erfolgt ein dunkles Feld gemäss dem aussteigenden Strom, welcher ja nicht eher vom Auge optisch empfunden wird, wie bis bei seinem Aufhören. Dem folgt aber alsbald wieder eine Lichtreizung des einsteigenden Stromes. —

Nun wiederholen sich diese Stromwechsel genau hundert Mal in der Minute; bemerkenswert ist es nun meiner Auffassung nach sehr, wie nun das Auge diese häufigen Stromwechsel zur Perception bringt. Denn nicht etwa, dass mit dem ersten erlöschenden Lichtreiz nunmehr Dunkelheit eintrete und so Licht mit Dunkelheit hintereinander wechselte, sondern die Retina bringt die Aufeinanderfolge entgegengesetzter Reize *nebeneinander* zum Ausdruck; sie rollt sie gleichsam auf ihrer Fläche auf. Also nicht etwa vertauscht sich ein helles, hintereinanderher entstehendes Gesichtsfeld mit einem dunklen, sondern folgende Erscheinungen bieten sich dar:



Fig. 1.

„Eine Reihe schlangenförmiger, Zebrastreifen vergleichbarer, ineinander geschachtelter Curvenfiguren entstehen, welche sich konzentrisch um die Retinalaxe wickeln.

Zur Seite dieses Hauptpoles entwickeln sich an der äussersten Peripherie circa 8—10 secundäre Schleifen-Pole, deren Gesamtbild die Figur 1 ungefähr darzustellen versucht. Die schwarzen Linien sind dabei die Lichtlinien. Dieses oscillierende Bild geht jedenfalls, wenn der N. opticus gegen die vielfachen Reize insuffizient geworden ist.

in ein anderes über, nämlich die Mitte des Gesichtsfeldes wird mehr *homogen* elektrisch dauernd erleuchtet und nur die nächste Peripherie oscilliert in lichtvollen und dunklen Streifen. Ungefähr bietet sich Figur 2; endlich aber blasst auch die Peripherie ab und nun der Axe des N. opticus entsprechend und um diese herum schlängelt sich eine lichte, kräftige Linie (Fig. 3). So also spielen sich die Lichterscheinungen im Auge ab, wenn man dasselbe den sinusoïdalen Voltaïsationsströmen aussetzt. Ich will noch bemerken, dass die Lichteigenschaften bei Reizung mit constanten Strömen oder mit sinusoïdalen Strömen den Leuchteigenschaften des elektrischen Bogenlichts entsprechen.

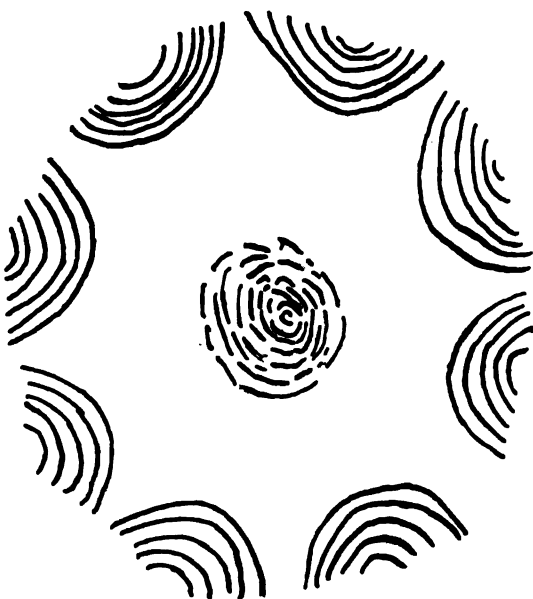


Fig. 2.

Alle diese Reize verlaufen beim Menschen subjectiv, da sie von Unbeteiligten im finsteren Zimmer beim Einblick durch die Pupille nicht z. B. als Phosphorescieren der Retina wahrgenommen werden können. Statt der pharyngealen Elektrode kann man auch sehr vortrefflich eine demgemäss geeignete per *anum* einführen und die andere Elektrode auf dem Bulbus halten. Die Gesetze des *constanten* und *sinusoïdalen* Stromes zur *„inneren Optik“* verlaufen bei *analer* Untersuchungsweise nicht anders und spielen sich bei beiden Stromesarten — ein weiterer Punkt — immer nur auf dem gereizten, in Erregung versetzten Auge ab.

Die erwähnten Erscheinungen scheinen mir einer kleineren Besprechung wert zu sein, wie folgt:

Während also der elektrische constante einsteigende Strom *scheibenförmige* Lichterscheinungen hervorrief, der constante ausstei-

gende solche aber erst bei seinem Aufhören, sehen wir als Wirkung der sinusoïdalen Ströme *streifenartige* Lichterscheinungen auf der Retina eintreten. Die Retina scheint also — wenn sie nicht mehr imstande ist, jeden einzelnen Reiz für sich allein zu percipieren — eine Reihe von Reizen s. Erregungen eine Zeit lang zum Ausdruck bringen zu können, und zwar alle auf einmal zu gleicher Zeit, die Erregungen gleichsam aufrollend.

Wie hat man sich aber die Einwirkungen des sinusoïdalen Stromes auf die Nervenfasern des N. opticus und der Retina im Feinsten überhaupt zu denken?

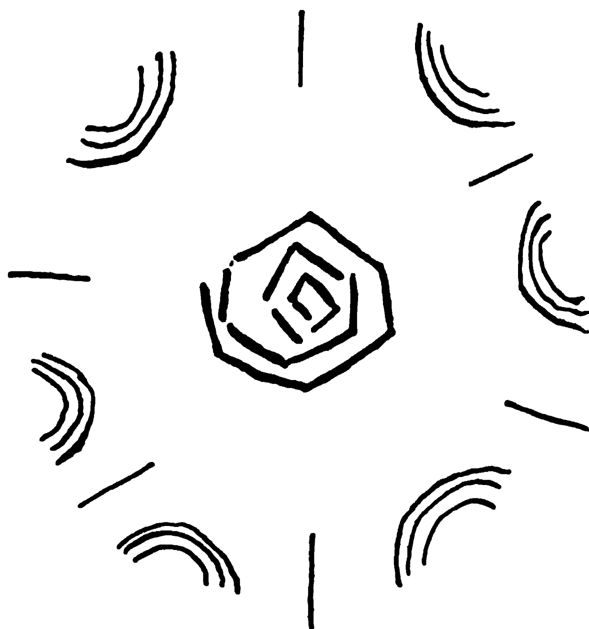


Fig. 3.

Während der constante Strom in gleichmässiger Spannung den N. opticus durchfliesst, sehen wir, dass nur dann diese Spannung Lichterscheinung hervorruft, wenn sie von aussen nach innen die Opticusfasern in Erregung versetzt und sie durchläuft. In umgekehrter Richtung ist der constante Strom nicht imstande, physiologische Erregungsformen s. Lichtphänomene am N. opticus hervorzurufen, ausgenommen dann, wenn diese antiphysiologische Spannung nachlässt, sodann reagiert der N. opticus, in normale Erregungsfähigkeit zurückgelangend, mit Licht.

Ueberträgt man diese Gesetze auf die Wirkung des sinusoïdalen Wechselstromes, so ist wohl für dessen Stromwechsel dieselbe physiologische Deutungsweise feststellbar, nämlich dass für die einsteigenden Stromphasen ein Lichtreiz entsteht, hier in Form eines Lichtringes.

und dass für diese aussteigende Stromphase eine Lichtwirkung bis zum Austritt dieser Phase fehlt. Gewiss bilden sich auf diese Weise die leuchtenden Lichtkurven mit den zwischengeschalteten Dunkellinien.

Es ist aber noch etwas anderes, was ich hier erwähnen möchte. Betrachten wir das Wesen des sinusoïdalen Stromes einmal, so sehen wir, wie der gleichmässige Verlauf seiner Stromimpulse und Stromwechsel den Phasen durch folgende Sinuscurve ausgedrückt wird.

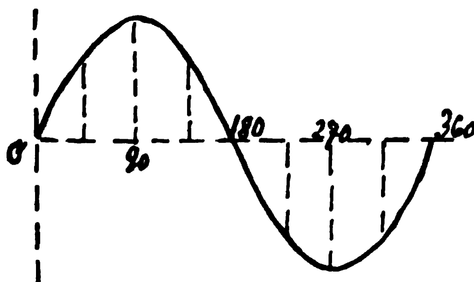


Fig. 4. 2 Phasen = 1 Periode des Stromes.

In gleichen Zeiträumen tritt also ein ganz gleichmässiges, wellenartiges Anwachsen der Stromspannung und ebenso ein wellenartiges harmonisches Abfallen der Stromspannung ein (courant ondulatoir.)

Wir haben also hier zum ersten Male einen greifbaren Reiz, welcher in *Wellenform* auf das Auge entfaltet werden kann. Die Nervenfasern des N. opticus von ihrer Reizungsstelle am Rachendach bis in ihre feinsten Retinalausläufer werden also von einem Wellenstoss erregt, dessen positive einsteigende Welle optisches Licht erzeugt, dessen negative aussteigende Welle gar nicht beantwortet wird, also Dunkelheit mit sich führt. Welle auf Welle von der Stromspannung erregt die retinalen Nervenfasern, und alle die positiven einsteigenden Wellenstösse werden mit Licht beantwortet, alle die negativen, resp. entgegengesetzt verlaufenden Kraft-Akkumulationen aber mit Dunkelheit.

Für diese *Strom- und Kraftspannungswellen* oder *Kraftanhäufungen in Wellenform* greifbarer Art haben wir also zum ersten Male einen *optischen Ausdruck*, und gleichzeitig sehen wir, dass es Erregungswellen giebt, für deren optische Perception wir keine physio-

logischen Gebilde haben. Wir können diese optischen Reize *nicht* sehen, nicht optisch bemerken. Wir haben nur physiologisch-optisch wirksame Apparate für einsteigende Wellenformen.

Ich will durchaus nicht — verleitet durch kurze Schlussfolgerungen — in weitere Gebiete eindringen; ich möchte nur an dieser Stelle auf einige optische Phänomene hinweisen, welche mir sofort einfielen, als ich obige Befunde erhielt, Phänomene, durch deren Existenz die Wellenbewegung des Lichtes bewiesen werden konnte und deren optische Bilder viel Aehnlichkeit mit den von mir gefundenen Erregungsbildern haben, wie sie optisch der sinusoïdale Strom im Auge hervorruft. Diese der Optik vertrauten Bilder, welche mich zu einem Vergleich mit den meinen verlockten, sind die Bilder der *Inflexion*, *Interferenz* und *Polarisation*, bei denen ja auch helle (bez. farbige) und dunkle Linienfolgen von der Wellenbewegung des Lichtes uns Kunde geben und uns über die Bewegung des Lichtes belehren.

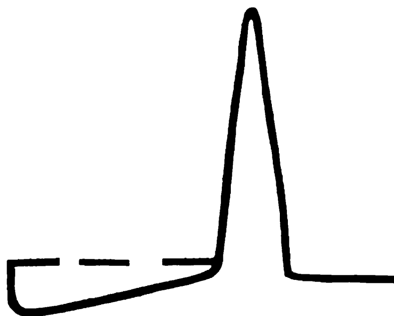


Fig. 5. Faradische Strombewegung.

Zunächst aber kann ich wohl behaupten, dass ich den Verlauf von Wellenphasen elektrischer Natur am physiologischen Apparat geprüft und einen optischen Ausdruck für diese Wellenstösse gefunden habe. Nachprüfungen von physiologischer und physikalischer Seite werden bei diesen interessanten und durchaus unschädlichen Versuchen recht von Nutzen sein und jedenfalls noch mehr Früchte zeitigen, betreffend die Perception von Wellenbewegungen in unserem optischen Organ.

Dass elektrische Stromarten, welche sich nicht wie der constante und sinusoïdale Strom in harmonischen Spannungsstössen bewegen, keine inneren optischen Erscheinungen hervorrufen, bestärkt die These, dass der N. opticus nur für harmonische Kraftlinien erregungsfähig ist.

Die Kurve des *faradischen* gewöhnlichen Stroms mit seinen plötzlichen Stromstössen ist in Figur 5 gezeichnet; dieser Stromimpuls erregt den N. opticus *nicht optisch*. Entnehmen wir noch dem Er-

regungsgesetz des N. opticus durch die beiden Richtungen des constanten Stroms, dass nur einsteigende elektrische harmonische Ströme Lichterscheinungen während der ganzen Reizdauer hervorrufen, so könnten wir optisch behaupten:

1. dass nur harmonische Kraftbewegungen den sensitiven N. opticus zu Lichterscheinungen veranlassen,
2. dass nur einsteigende Kraftbewegungen (einsteigende elektrische Ströme, direktes Licht, reflektiertes Licht) während der ganzen Bewegungsdauer optische Wirkung bringen,
3. dass aussteigende Kraftbewegungen (aussteigende elektrische Ströme, aussteigende optische Bewegungen) nicht gesehen werden, also dunkle Felder erzeugen.



Referate.

Von

Fr. Kopsch.

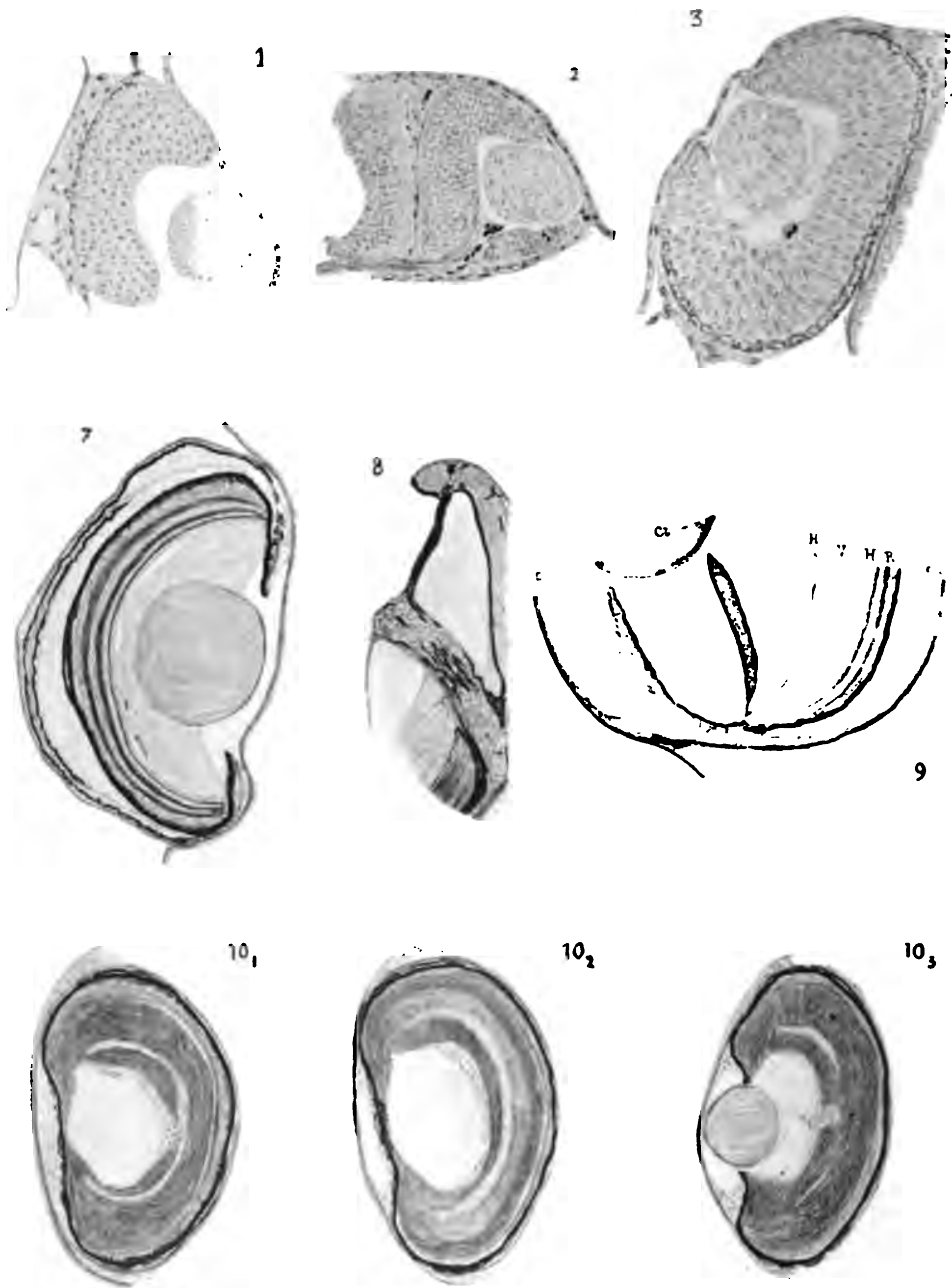
Otto Cohnheim, *Chemie der Eiweisskörper.* Sonder-Abdruck aus Bd. IX von Roscoe-Schorlemmers „Ausführlichem Lehrbuch der Chemie". Braunschweig. Fried. Vieweg & Sohn. 1900. Mk. 7.— gebunden.

Das Büchlein enthält eine kurze Schilderung der Chemie der Eiweisskörper. Der allgemeine Teil behandelt die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Eiweisskörper, sowie ihre Spaltungs- und Umwandlungs-Produkte. Die zweite Hälfte enthält die specielle Schilderung der eigentlichen Eiweisse, der Proteïde und der Albumoide. Das Buch ist auch den Histologen, vornehmlich mit Rücksicht auf den Abschnitt über Albumoide, zu empfehlen. Hier finden sich zwar einige Irrtümer, welche jedoch nicht die chemische Anschauung betreffen, sondern in unrichtiger histologischer Auffassung beruhen und deshalb den Histologen wohl kaum irre leiten werden.

Clarence Webster, *Human Placentation.* An Account of the Changes in the Uterine Mucosa and in the Attached Fetal Structures during Pregnancy. With 233 Illustrations. W. T. Keener & Co. Chicago. 126 Seiten. XXX Lichtdrucktafeln mit 216 Fig.

Diese Monographie enthält in zehn Kapiteln die Schilderung der Uterus-Schleimhaut vor der Gravidität (bei der erwachsenen Nullipara), während der Dauer der Gravidität und nach der Geburt. Das letzte Kapitel enthält eine Darstellung über die Phylogenie der Placenta. Die Figuren sind zahlreich, aber nicht besonders instruktiv, denn es sind in Autotypie reproducierte Mikrophotographien, welche bei schwachen Vergrösserungen aufgenommen sind.

Buchdruckerei Richard Hahn (H. Otto), Leipzig.



...... del.



















tomie comparée de l'oeil des Vertébrés.


15
A
B


16₁
16₂
no

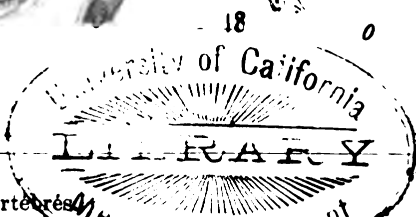




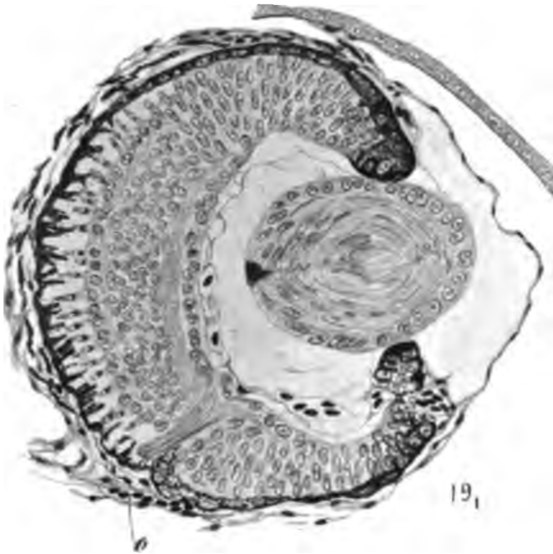


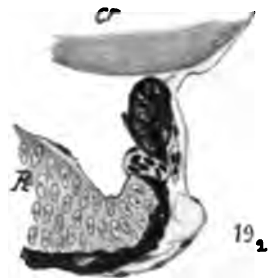






 Lichtdruck von C. G. R





22.



















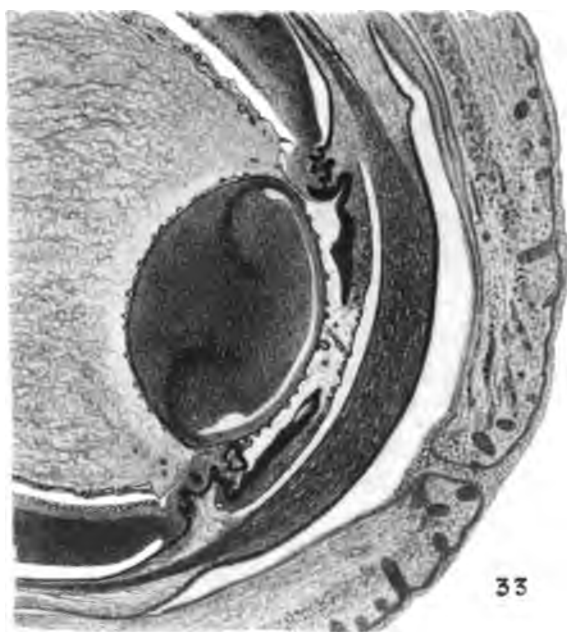




Lichtdruck von C. G.

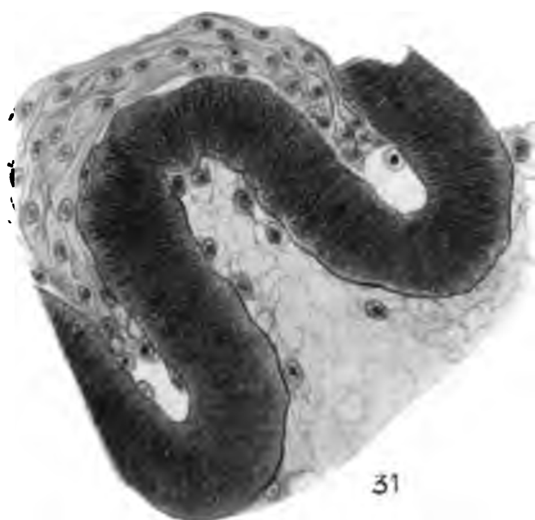

29


30

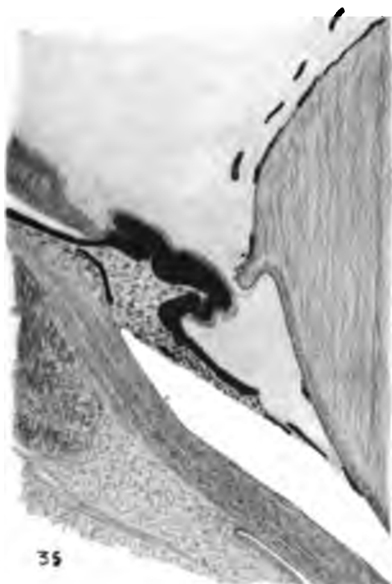

33



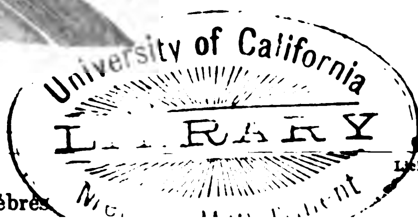
Henri de Waele: Recherches sur l'An


31


32

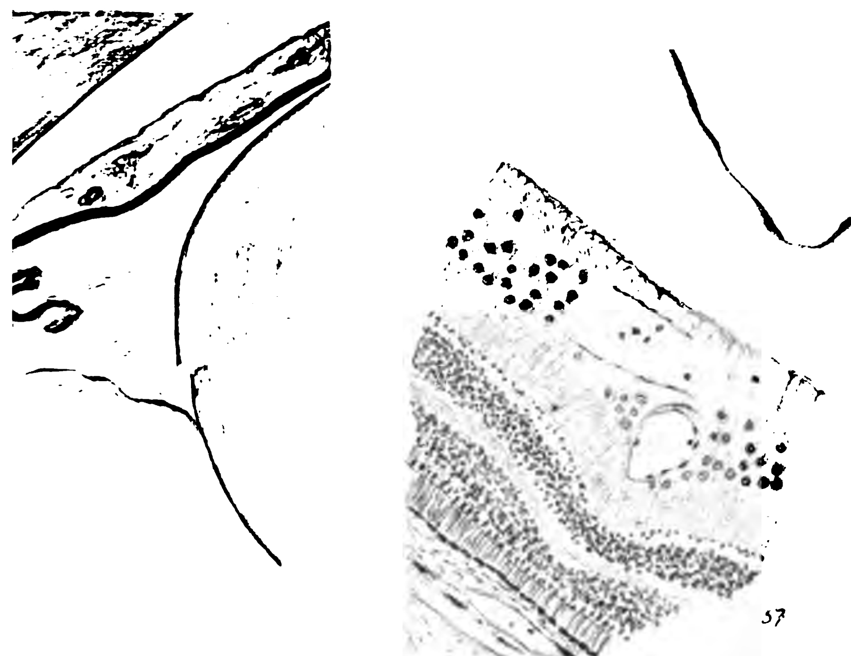

35

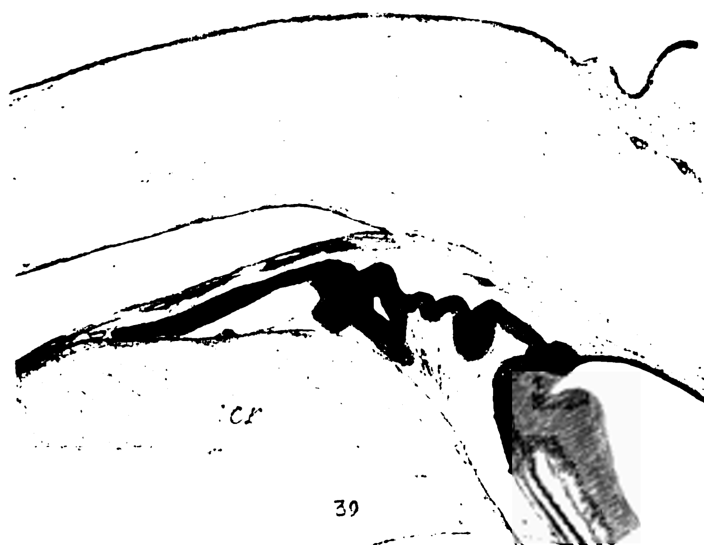

36

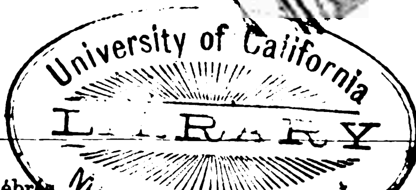

University of California
LIBRARY

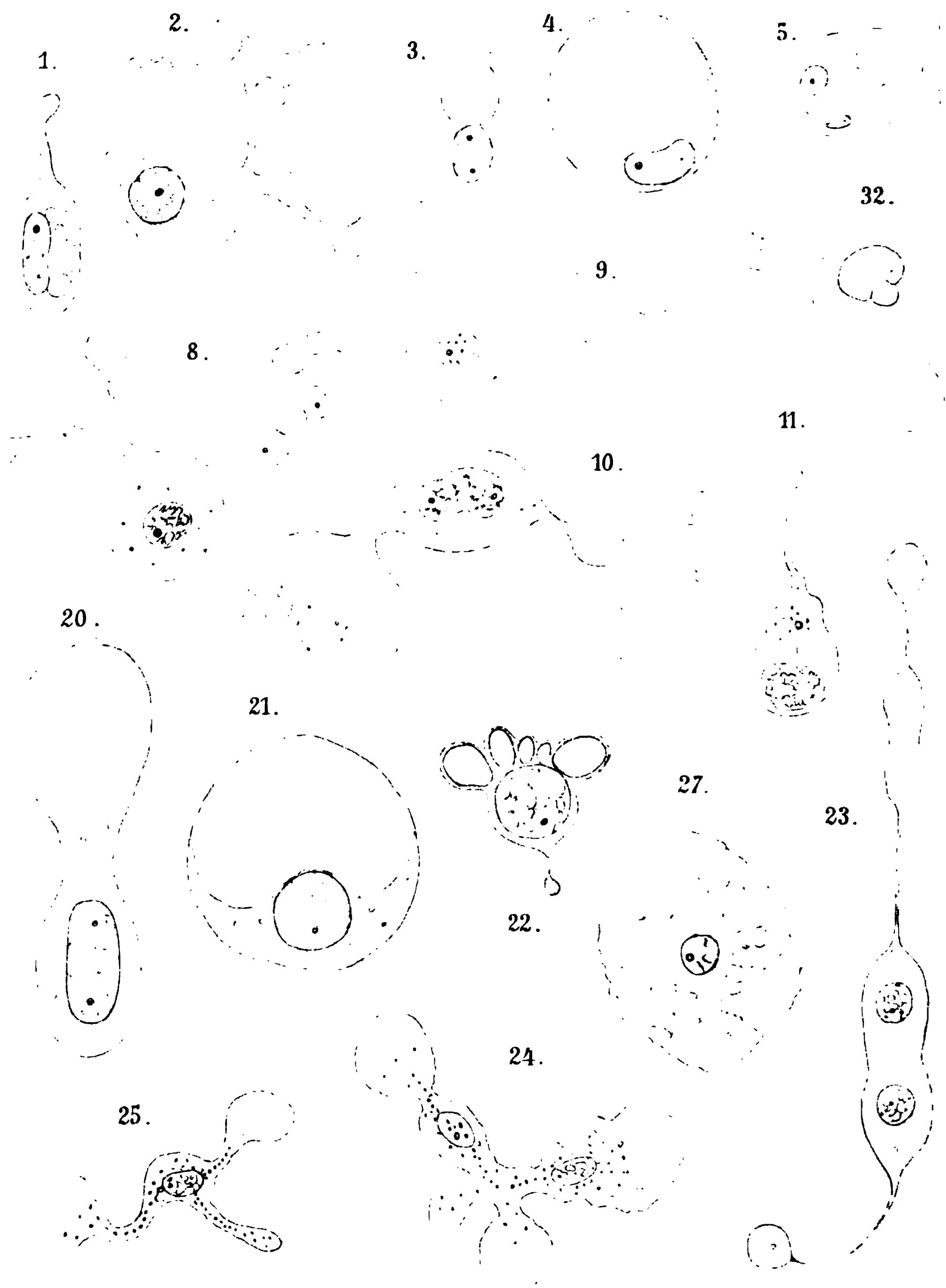

40.

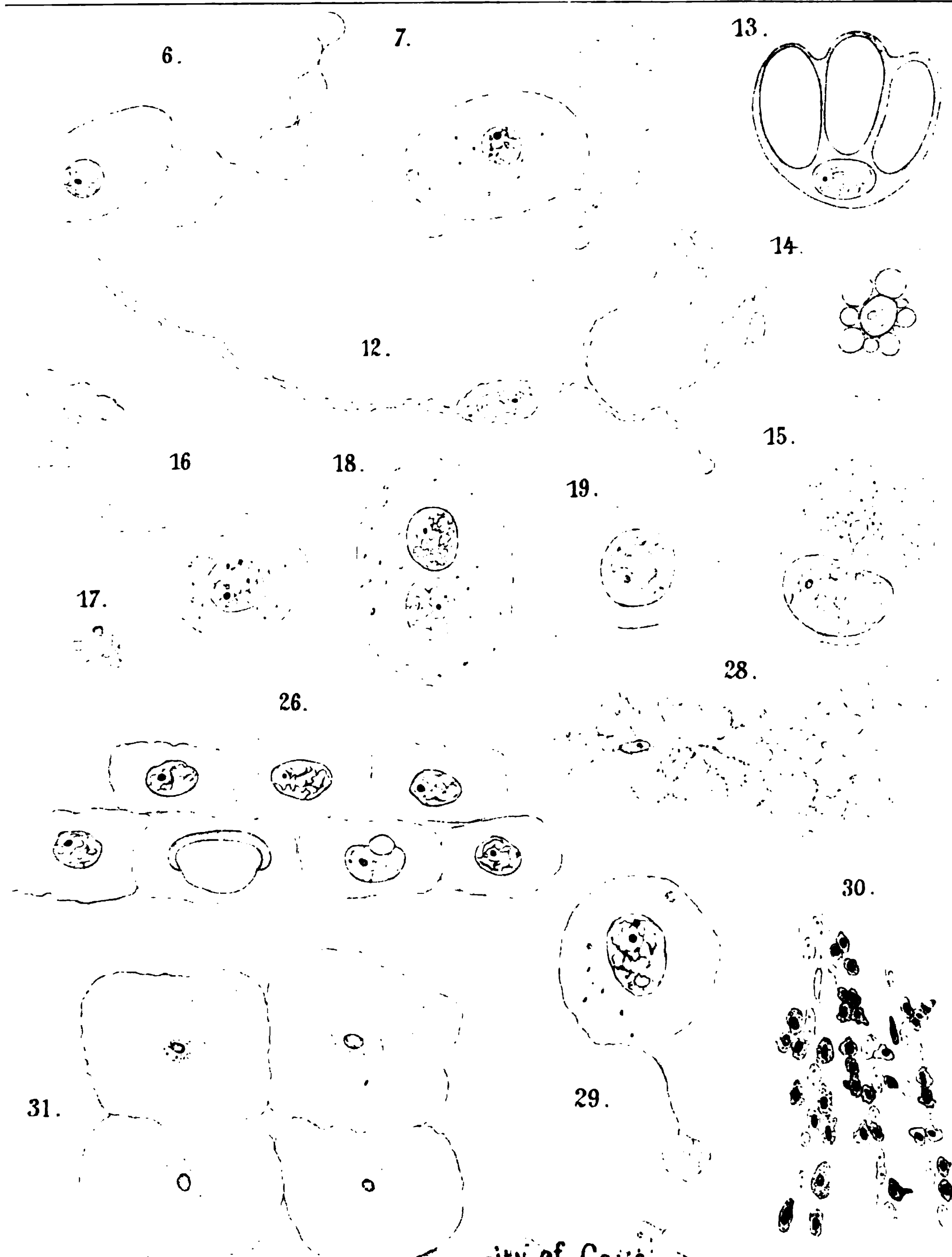

38


57

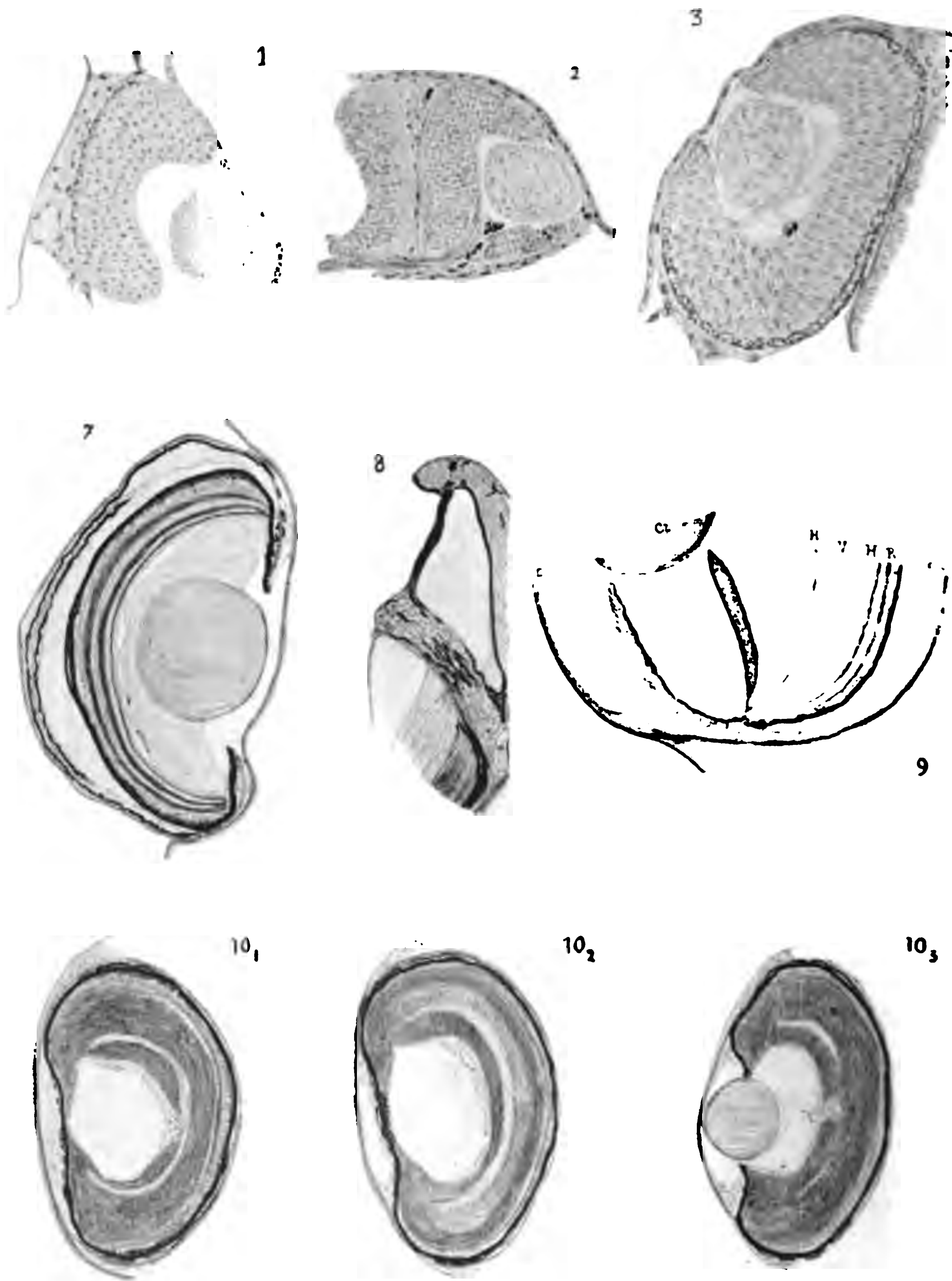

cr
39


University of California
L...R..RY


1.
2.
3.
4.
5.
32.
9.
8.
11.
10.
20.
21.
27.
23.
22.
24.
25.

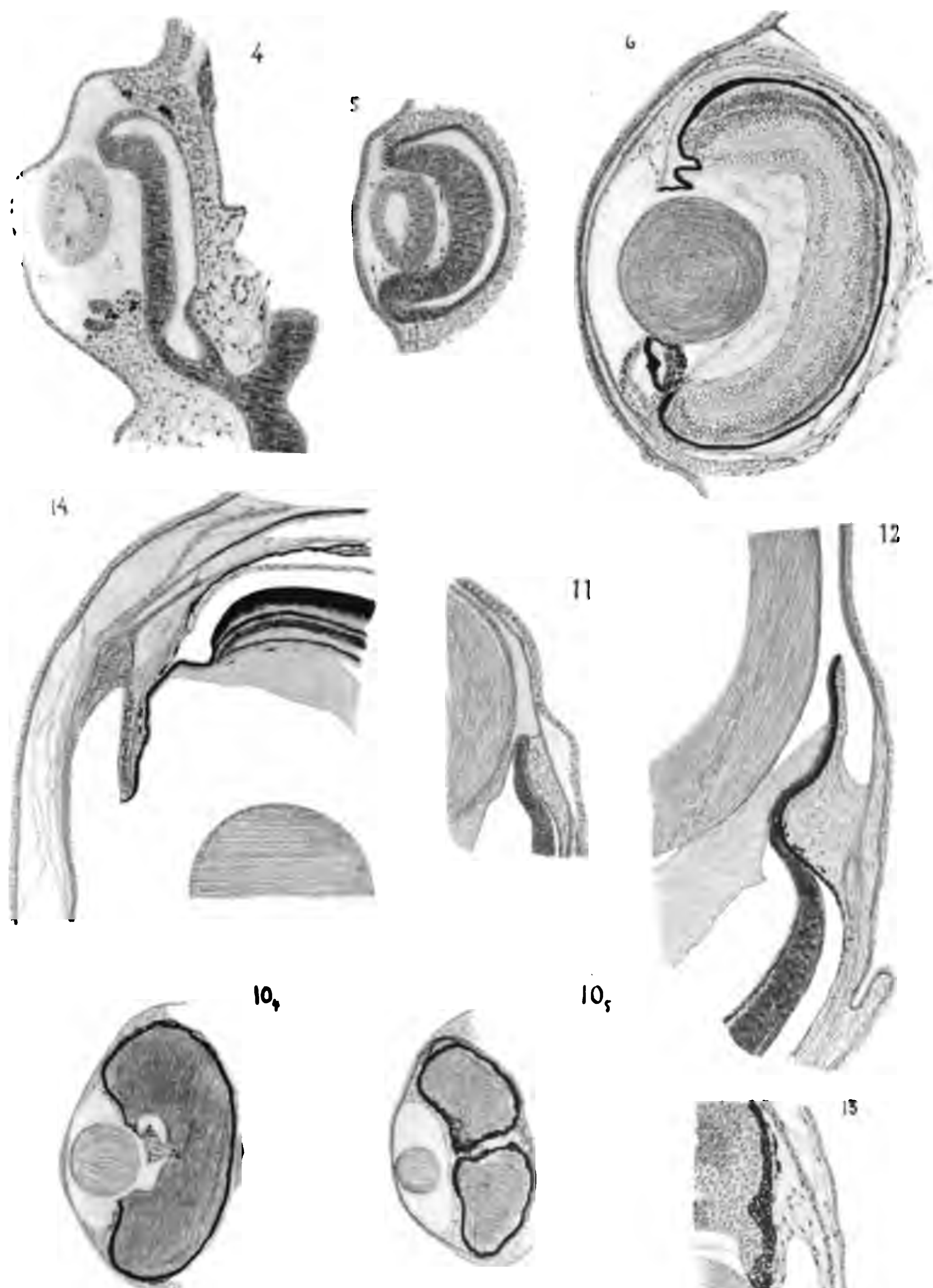


struttura del corpo vitreo.



e Waele del.

Henri de Waele: Recherches sur l'An

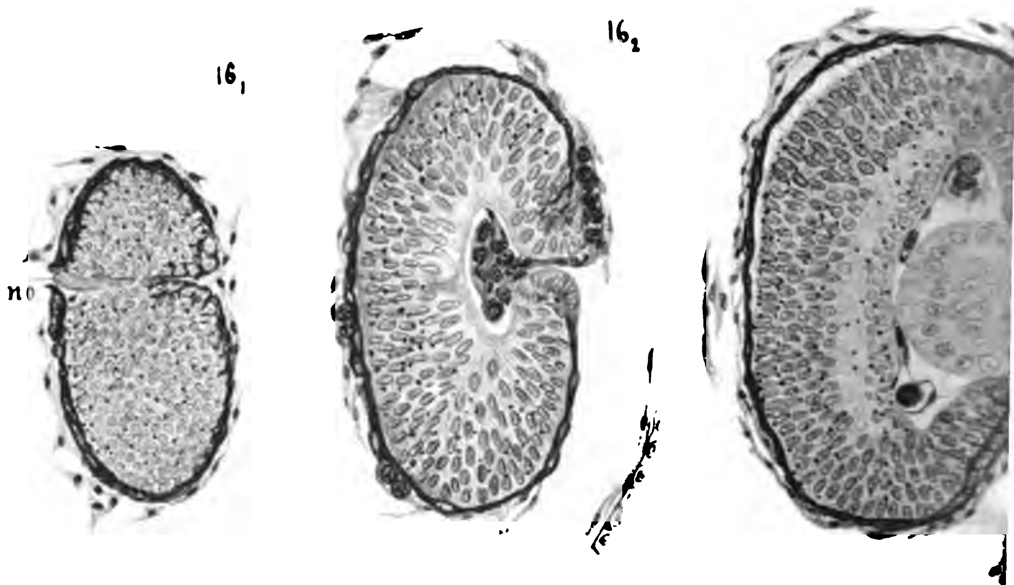


Liebe rech... C. G. Röder.

atomie comparée de l'oeil des Vertébrés.




15
A
B

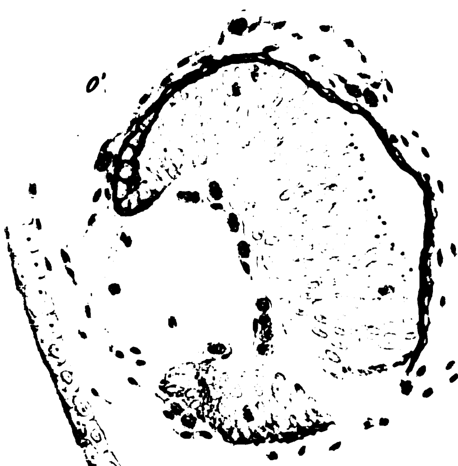

16₁
16₂
n

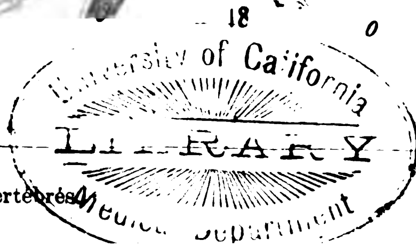




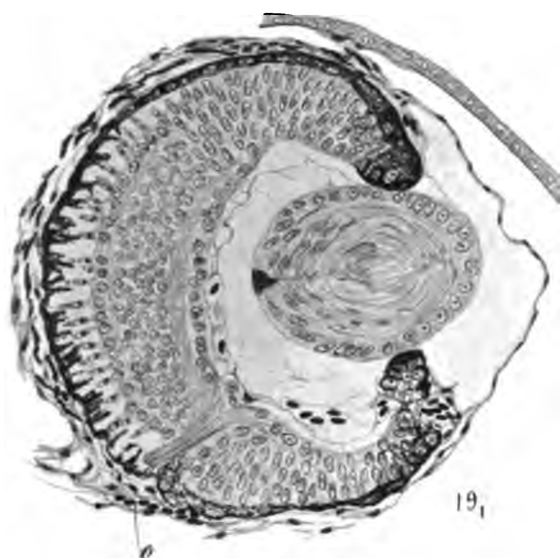


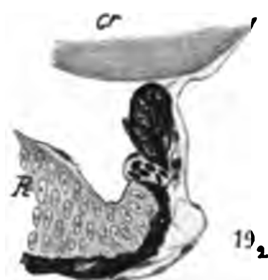






Lichtdruck von C. G. Röder, Leip

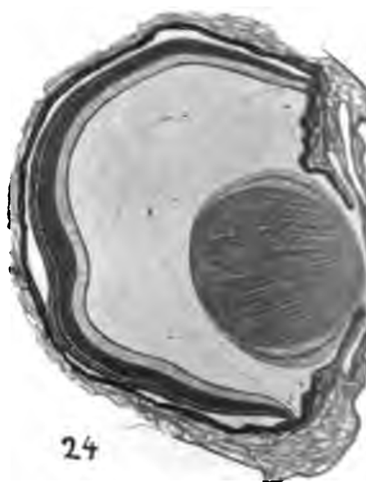




22.









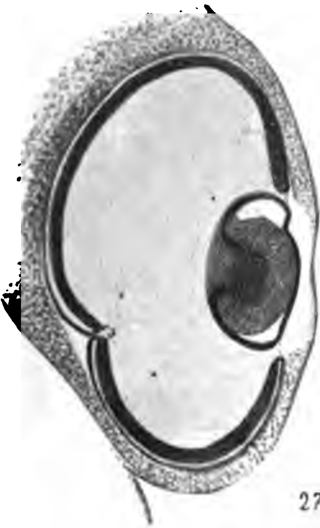


le del.









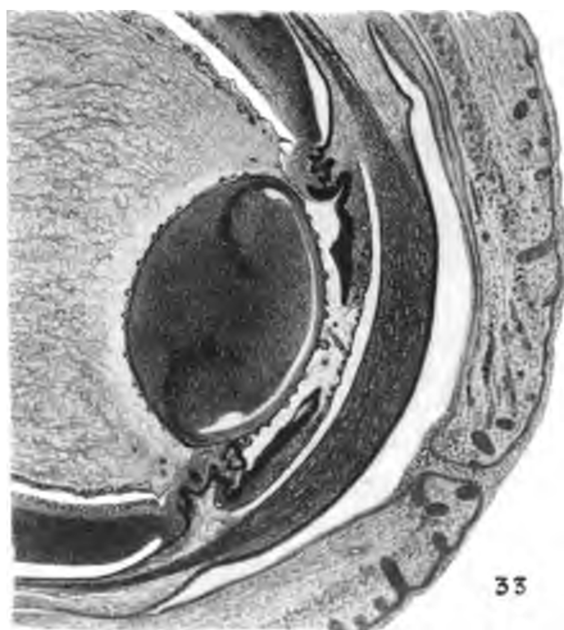




Lichtdruck von C. G. Röder, L


29


30


33

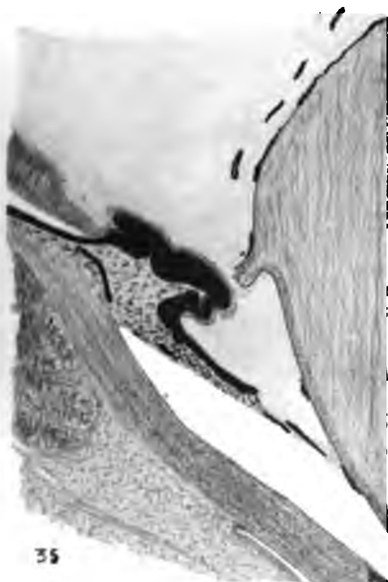


ele del.

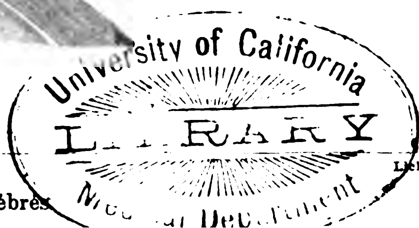
Henri de Waele: Recherches sur l'Ax











Lichtdruck von C. G. Röder

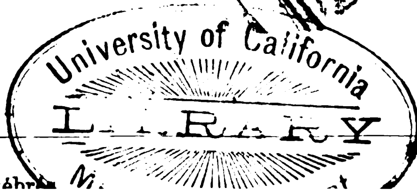

40.


38

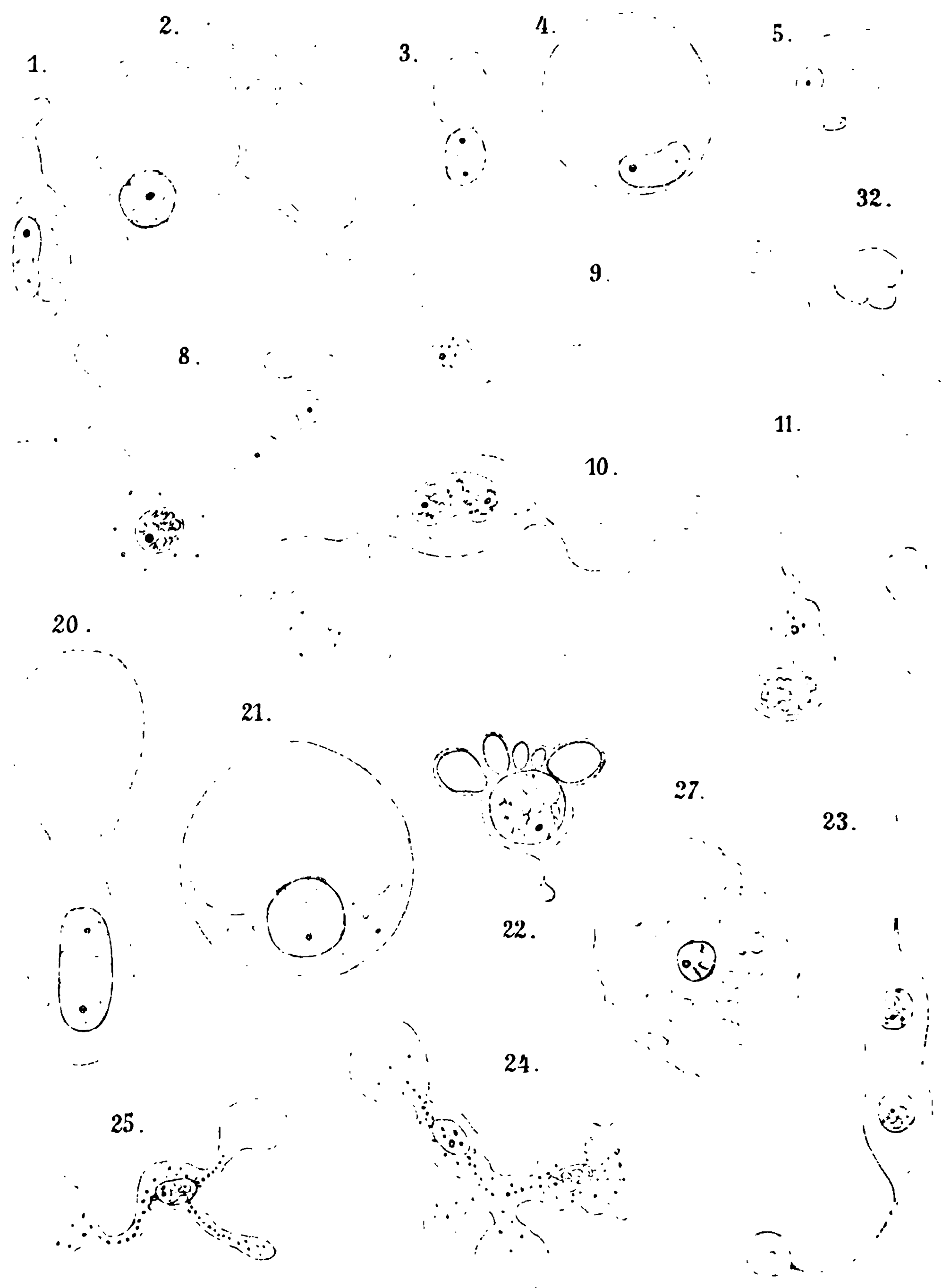






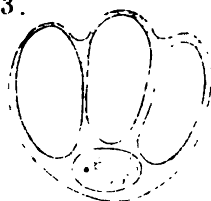


…chtdruck von C. G. Röd…


1.
2.
3.
4.
5.
32.
9.
8.
11.
10.
20.
21.
27.
23.
22.
24.
25.

6.

7.



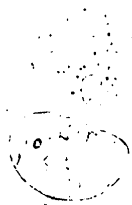
13.

14.



12.

15.



16

18.

19.



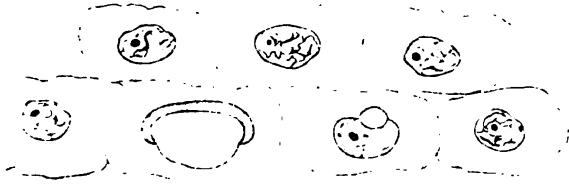




17.



26.

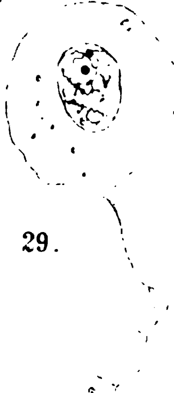


28.



30.





29.



31.

uttura del corpo vitreo.

32.



35.



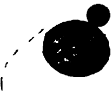




34.

33.

36.



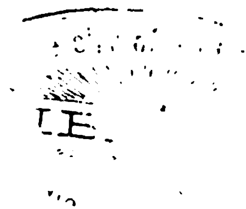
37.



P. Bertacchini: Sviluppo e struttura del corpo vitreo.

1.

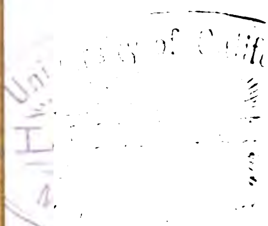


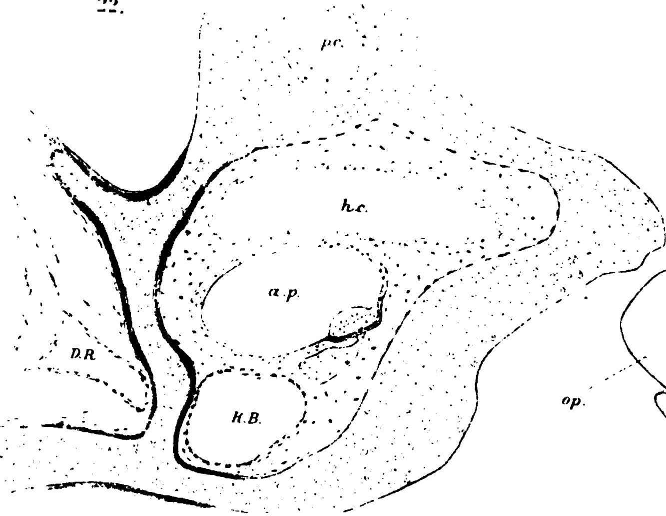


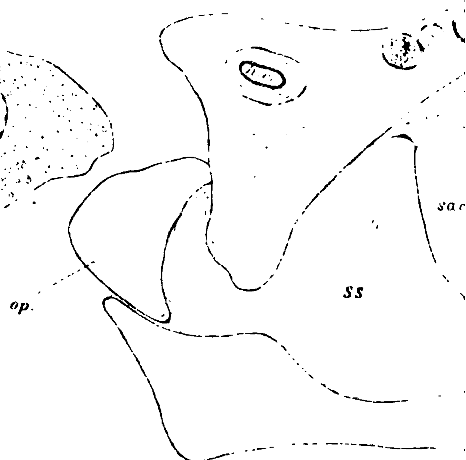


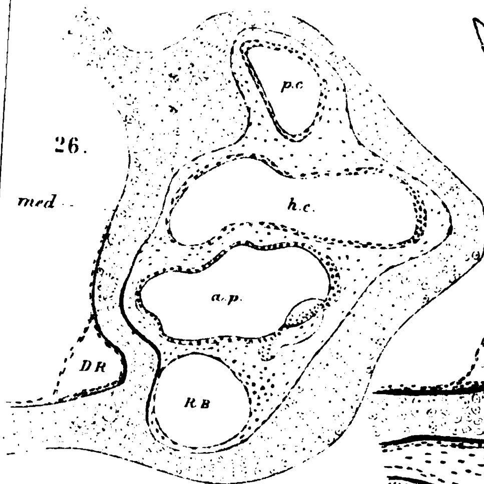


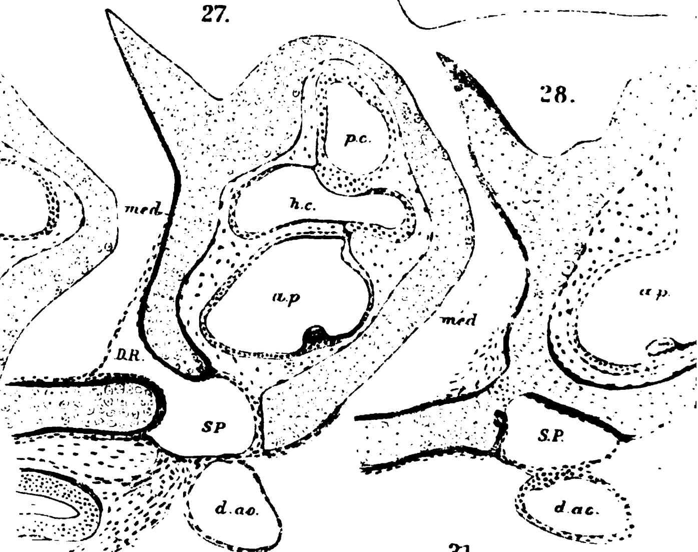
R. J. Anderson: Premaxilla in Bears.

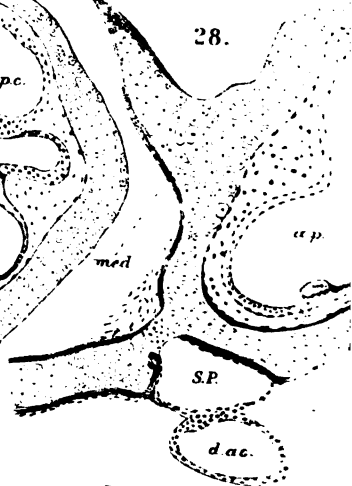


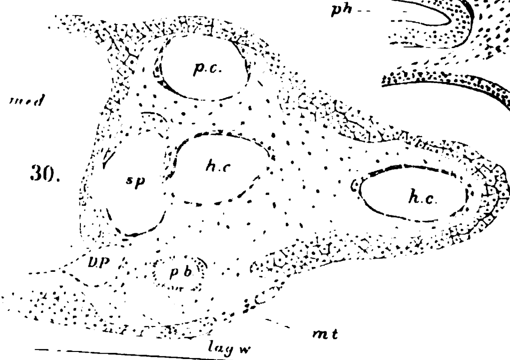

22.
pc.
h.c.
a.p.
D.R
R.B.

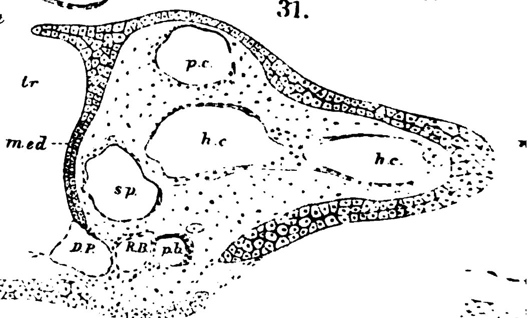

23.
sac
op.
ss


26.
med
p.c
h.c.
a.p.
DR
RB

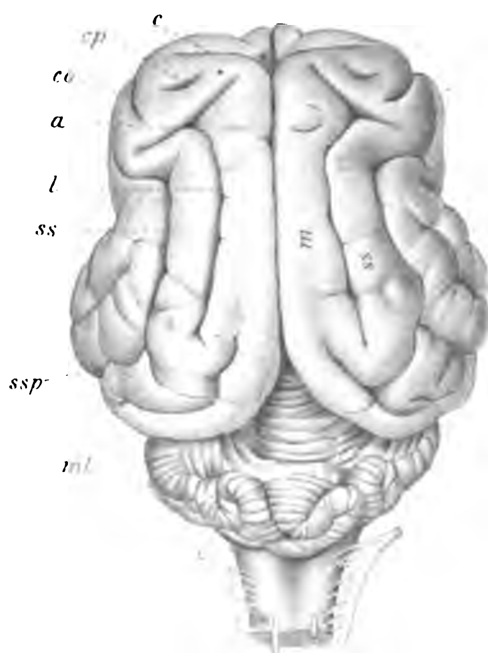

27.
med
p.c.
h.c.
a.p
D.R.
SP
ph
d.ao.
st
tr


28.
a.p.
med
S.P.
d.ac.


30.
med
p.c.
sp
h.c
h.c.
DP
p b
mt
lag w


31.
p.c.
med
h.c
h.c.
sp.
D.P.
RB.
p.b.

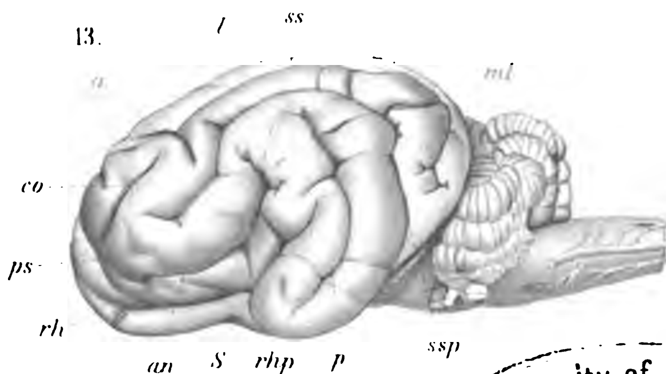
11.



12.

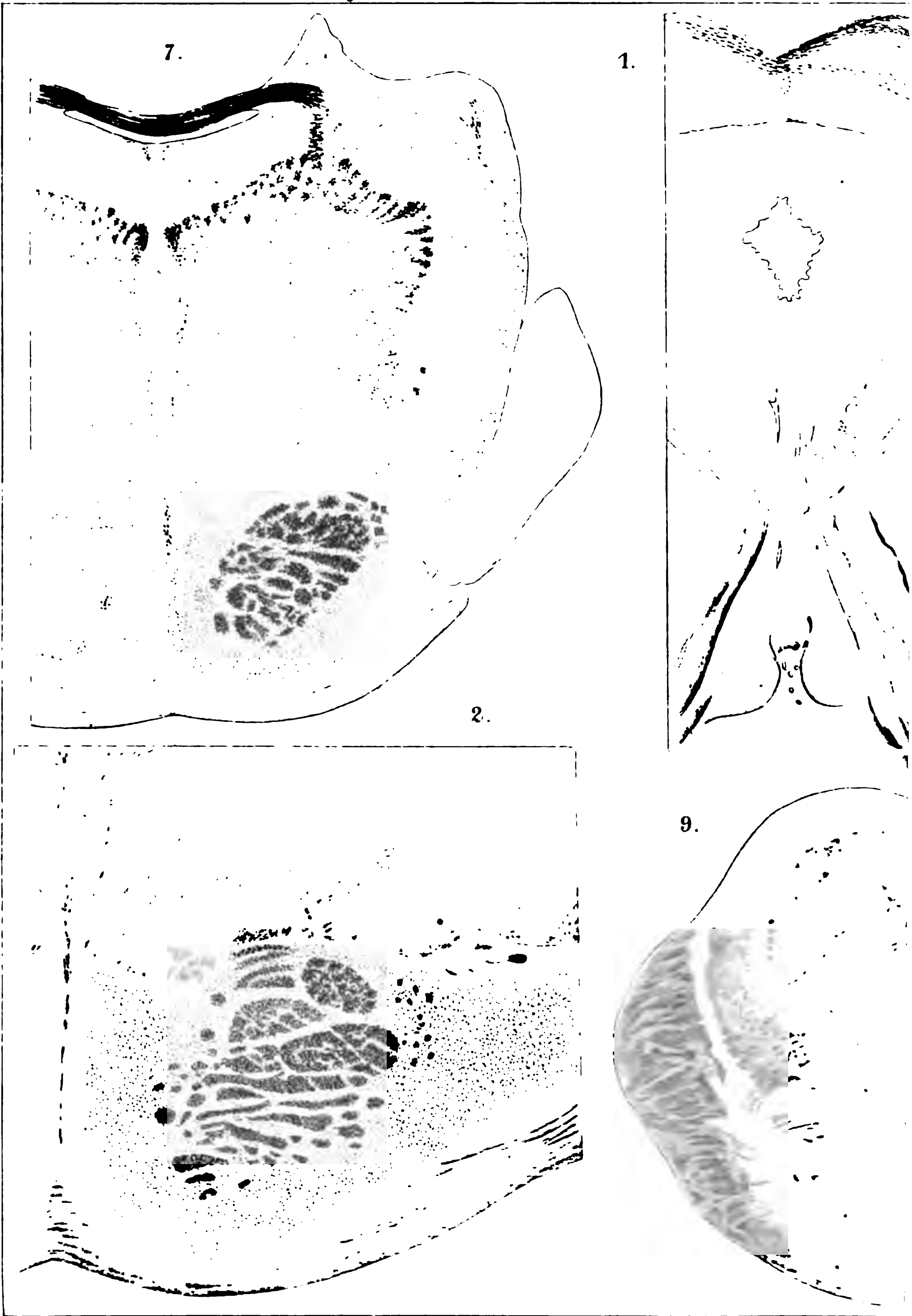


13.



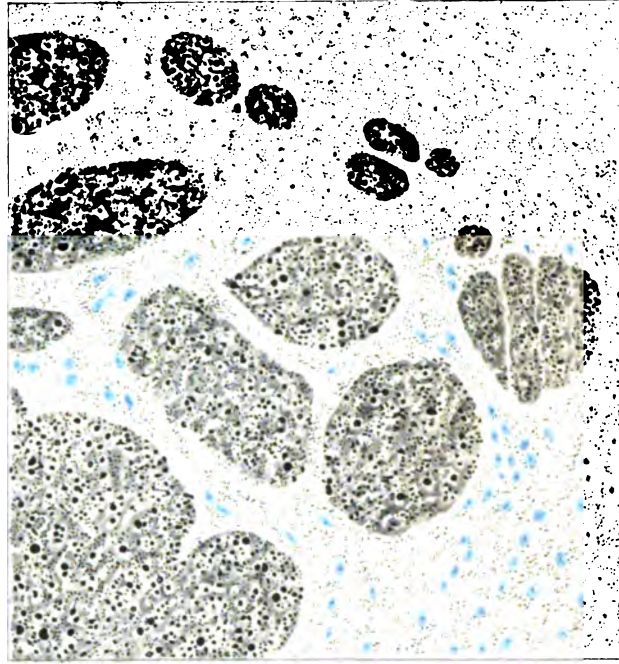
Ernst Hammer: Das [illegible]





Sutherland Simpson: Secondary Degeneratio

10.



8.



…llowing Unilateral Lesions of the Cerebral Motor Cortex.

E. A. Funke

3.

5.

18

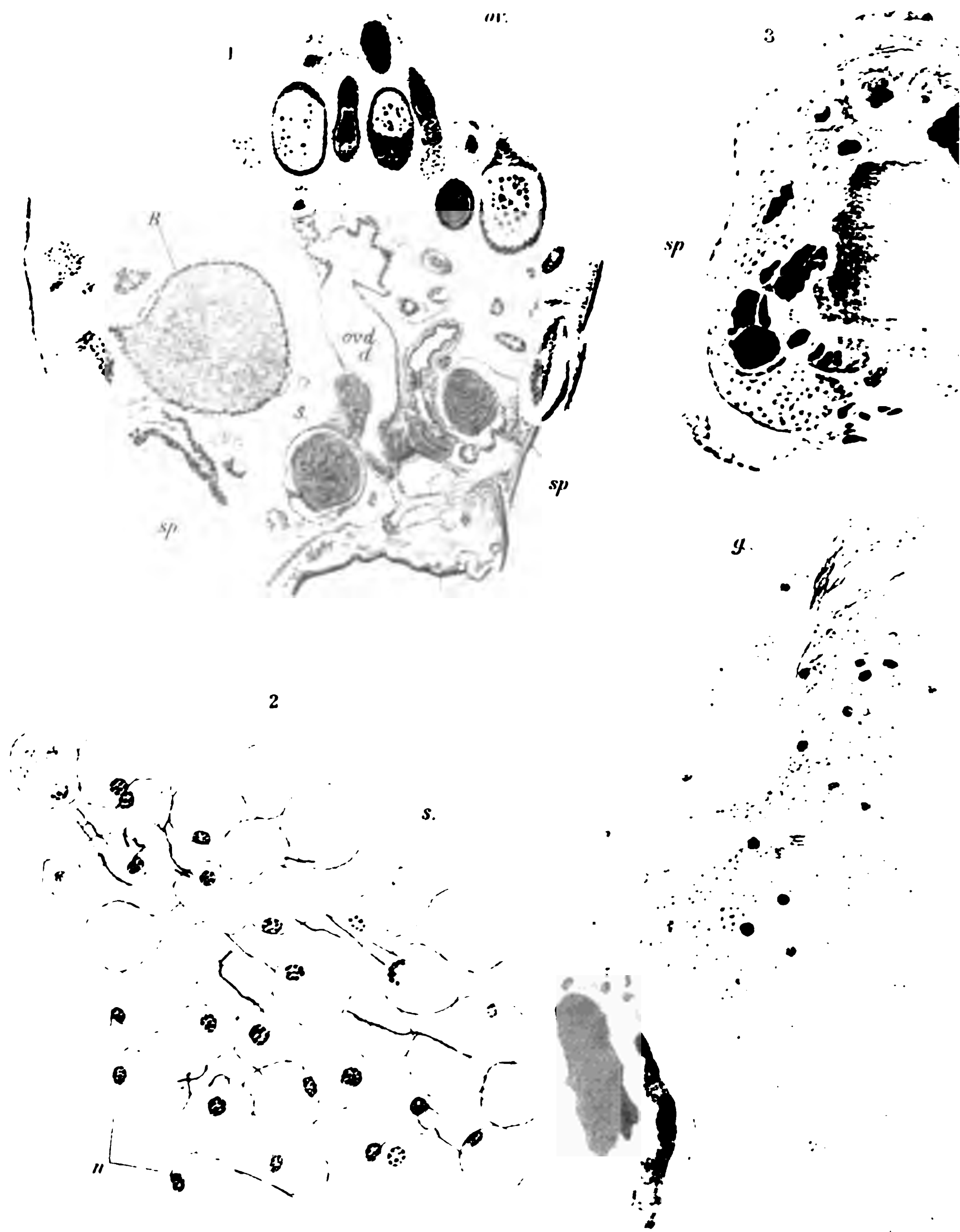
13.

15.

11.

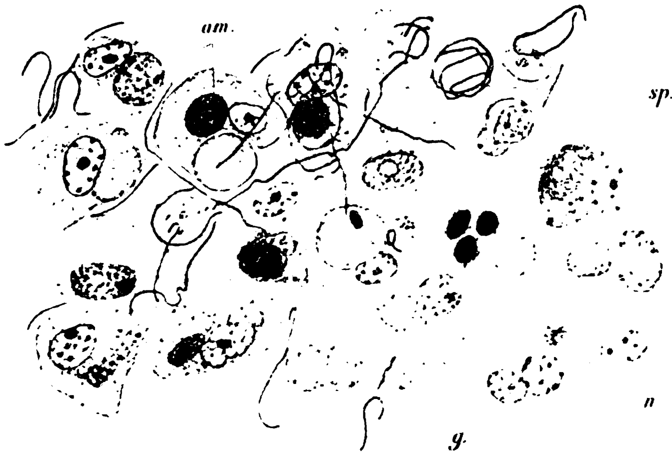
Sutherland Simpson: Secondary Degenerat





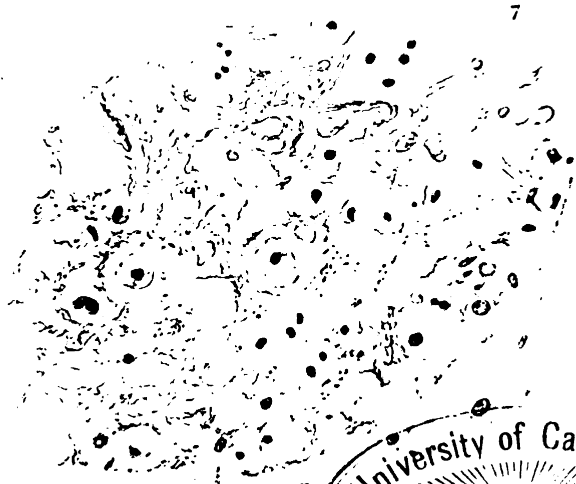
V. Serino dis.

Dav. Carazzi: La



4





: La Borsa di Berlese.



